

Université de Perpignan via Domitia

Master "Biologie Intégrée : Molécules, Populations et Développement Durable"

Master professionnelle "Biodiversité et Développement Durable"

Analyse et modélisation de la diversité des systèmes racinaire chez 17 espèces herbacées méditerranéennes

WAQUET Aurélie

2011 – 2012

Sous la direction de : ROUMET Catherine ⁽¹⁾ et de Pagès Loïc ⁽²⁾

⁽¹⁾ Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE) - UMR 5175,
Equipe Ecopar, Ecophysiologie Comparative du Système Plante-Sol
119 Route de Mende – 34293 Montpellier

⁽²⁾ INRA
UR 1115

Centre d'Avignon, unité Plantes et Système de cultures Horticoles
Site Agroparc – 84914 Avignon



Remerciements

Je tiens à remercier en tout premier lieu au directeur Jarne Philippe pour son accueil de février à juillet 2012 dans les locaux du Centre Ecologie Fonctionnelle et Environnement (CEFE) du Centre National de Recherches Scientifiques (CNRS) de Montpellier.

Je voudrais dire un grand MERCI à mes deux responsables de stage : Catherine Roumet (CNRS, Montpellier) et Loïc Pagès (INRA, Avignon) qui m'ont suivi pendant ces six mois, pour leurs conseils, leurs discussions et critiques constructives, leur disponibilité et leur complémentarité. Merci pour vos connaissances et votre savoir, merci pour tout ce que vous m'avez transmis. C'est très agréable de travailler à vos côtés.

Merci à l'équipe du CIRAD de Montpellier, Alain Audebert et Audrey Dardou, de nous avoir accueillis au Cirad pour étudier nos espèces dans les meilleures conditions. Merci pour cette belle découverte, le rhizoscope, pour votre gentillesse, vos connaissances, vos conseils dans le développement racinaire... Merci à Audrey pour sa patience et son aide dans les moments difficiles, pour la bonne ambiance au sein de son équipe, Christian et Rémi.

Merci à Valérie Serra (INRA, Avignon), Alain Blanchard et Pascal Chapon (CEFE, Montpellier) de m'avoir accompagné sur le terrain, leurs aides lors des récoltes. Vous avez toujours eu le sourire et la motivation.

Merci aux étudiants en master avec qui j'ai partagé le bureau durant ces six mois, Alexandre, Paola, Jordane et Eve pour leur bonne humeur, les thés et cafés partagés et les conseils. Ainsi que mon binôme d'étude, Romain, pour sa grande aide.

Et un dernier merci à l'équipe du terrain expérimentale du CEFE de Montpellier, Thierry, David, Jérémy, Pierrick pour m'avoir aidé à faire germer mes graines dans de bonnes conditions et les repas partagés avec certains d'entre-eux.

Merci à tous !

SOMMAIRE

Remerciements.....	2
Table des abréviations.....	4
A. INTRODUCTION.....	5
B. MATERIEL ET METHODES.....	7
1. Matériel végétal.....	7
2. Culture des plantes.....	9
3. Résultats.....	10
4. Analyses d'images.....	11
a. Morphologie des systèmes racinaires.....	11
b. Analyse architecturale du système racinaire.....	11
5. Traitement de données.....	12
a. Vitesse de croissance relative (RGR) et ses composantes.....	12
b. Modèle architectural.....	13
c. Analyses statistiques.....	13
C. RESULTATS.....	15
1. Deux approches d'études des traits racinaires.....	15
a. Vitesse de croissance relative (RGR) et ses composantes.....	15
b. Variabilité interspécifique des traits racinaires architecturaux.....	17
c. Comparaison des deux approches d'études des traits racinaires.....	17
2. Modélisation des architectures des systèmes racinaires.....	19
a. Estimation des paramètres du modèle.....	19
i. Emission des axes primaires.....	19
ii. Allongement des racines.....	19
iii. Ramification racinaire.....	19
b. Modélisation des architectures des dix-sept systèmes racinaires étudiés.....	21
i. Système racinaire fasciculé.....	21
ii. Système racinaire pivotant.....	21
iii. Système racinaire mixte.....	21
3. Etude d'un trait racinaire (SRL) mesuré par l'approche morphologique et la modélisation.....	22
D. DISCUSSION.....	22
BIBLIOGRAPHIE.....	27
ANNEXES.....	30

Table des abréviations. Liste des termes, abréviations, unités et formules des traits racinaires mesurés.

Terme	Abréviation	Unité	Formule
TRAITS MORPHOLOGIQUES			
Masse sèche de la plante entière	Mt	g	
Masse fraîche des racines	Mf	g	
Masse sèche des racines	Ms	g	
Longueur totale des racines	Lr	cm	
Surface projetée	Sr	cm ²	
Diamètre moyen	Dmoyen	mm	
Volume	Vr	cm ³	
Teneur en matière sèche	RDMC	mg.g ⁻¹	= Ms / Mf x1000
Densité des tissus racinaire	RTD	g.cm ⁻³	= Ms/ (∑ Vr)
Vitesse de croissance relative	RGR	g.g ⁻¹ .j ⁻¹	=dMt /dt x 1/Mt
Longueur spécifique racinaire	SRL	m.g ⁻¹	= Lr x 100 / Ms
Vitesse spécifique d'acquisition des ressources	SAR	g.m ⁻¹ .jour ⁻¹	= dMt/dt x 1/Lr
Allocation de la biomasse aux racines	RMR	g.g ⁻¹	= Ms/Mt
TRAITS ARCHITECTURAUX			
Distance inter-ramification	Dir	mm	=taille du tronçon (ex, 50mm) / nombre de racines-filles sur le tronçon
Zone apicale non ramifiée	LZANR	mm	
Vitesse de croissance racinaire	VC	cm.j ⁻¹	=LZANR/3 ; = longueur totale de la racine/âge
Diamètre apical fille	Df	mm	
Diamètre apical mère	Dm	mm	
Diamètres apicaux filles / mère	Df/Dm		
PARAMETRES DU MODELE			
Vitesse d'émission	VE	j ⁻¹	Pente de la relation nombre d'axes primaires émis vs temps
Vitesse d'élongation	PVD	j ⁻¹	Pente de la relation vitesse de croissance vs diamètre apical
Diamètre minimal (la plus fine racine)	Dmin	mm	
Diamètre maximal (la plus grosse racine)	Dmax	mm	
Distance inter-ramification potentielle	Dirpot	mm	Pente de la relation distance inter-ramification vs diamètre apical
Diamètre apical fille / diamètre apical mère	ratio		Pente de la relation diamètre apical fille vs diamètre apical mère
Variabilité intra-spécifique du diamètre apical fille	Vard		

A. INTRODUCTION

Les systèmes racinaires assurent un rôle essentiel dans la croissance et le développement de la plante par ses fonctions d'ancrage, d'assimilation de ressources hydrique et minérale et de synthèses hormonales. Une diversité de systèmes racinaires est présente en milieu naturel et différencie les systèmes par la forme, la taille, l'architecture et la structure interne entre espèces et entre individus. Elle résulte de contraintes évolutives et environnementales. Les systèmes racinaires par leurs caractéristiques déterminent les modalités d'exploitation du sol et le volume exploré et permettent aux espèces d'assurer leur croissance, leur survie et leur reproduction dans des conditions environnementales très contrastées où la disponibilité en ressources varie spatialement et temporellement. Bien que plusieurs typologies des systèmes racinaires aient été proposées, la littérature dispose de peu d'éléments pour comprendre les conséquences de cette diversité sur le fonctionnement des racines et des écosystèmes. Elle peut être étudiée par deux approches :

Approche architecturale.

L'architecture racinaire est un assemblage de différents types de racines (pivot, adventives) de différents ordres connectées entre racines. Elle joue un rôle important dans le fonctionnement du système racinaire, dans les fonctions d'ancrage dans le sol et dans les fonctions d'échange avec le sol et les organismes (Coutts, 1983 ; Ennos *et al.*, 1993 ; et Fitter, 2002). Cannon (1949) a mis en place une classification et distingue deux grands types de systèmes racinaires. Il nomme les systèmes racinaires pivotants, eux développant un axe racinaire orthotrope issu de la radicule. Cet axe est appelé le pivot se ramifiant en racines latérales. Le deuxième type de système racinaire peut être divisé en deux groupes distincts : les systèmes fasciculés et mixtes. Les premiers, observés chez les monocotylédones, arrêtent rapidement le développement de la radicule et émettent des racines adventives à la base de la tige qui se ramifient. Les systèmes mixtes développent un pivot peu marqué puis des racines primaires horizontales appelées des rhizomes. Les systèmes se distinguent par leur degré de hiérarchisation. Fitter (1986) met en place une classification séparant les systèmes peu hiérarchisés (systèmes fasciculés) des systèmes hiérarchisés (systèmes pivotants). L'efficacité d'acquisition des nutriments dépend de l'architecture des systèmes racinaires (Nielsen *et al.*, 1994) et de la longueur spécifique racinaire (Reich *et al.*, 1998) et participe donc à l'adaptation de l'espèce végétale dans son habitat. Cependant les scientifiques ont peu d'éléments pour comprendre les effets de cette diversité architecturale sur le fonctionnement des racines et des écosystèmes.

Approche fonctionnelle.

Pour aller au-delà de la diversité taxonomique, la diversité biologique peut être abordée par une approche fonctionnelle consistant à décrire les espèces par leurs propriétés fonctionnelles. L'approche fonctionnelle, basée sur l'analyse comparative des espèces, s'intéresse au

fonctionnement des organes et aux relations entre structure et fonction. Elle est basée sur l'étude des traits fonctionnels recouvrant toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique, mesurable au niveau d'un individu, sans référence à l'environnement, ni à tout autre niveau d'organisation, et clairement reliée à une fonction de la plante (Violle *et al.*, 2007). Dans l'approche fonctionnelle, les traits racinaires sont mesurés soit au niveau du système racinaire entier soit au niveau des racines fines sans considération du niveau de ramification. Cette approche a été utilisée dans de nombreuses études qui ont montrées l'existence chez les feuilles de relations fortes et universelles entre morphologie et fonctionnement des feuilles mettant en évidence un compromis fondamental entre l'acquisition rapide de ressources et la conservation de ressources (Grime *et al.*, 1997 ; Diaz *et al.*, 2004 ; et Wright *et al.*, 2004). La généralisation de ces résultats aux racines reste à démontrer. Toutefois de nombreux travaux ayant pour objectif de comprendre les causes des différences de vitesse de croissance entre espèces ont montré que les espèces à forte vitesse de croissance sont caractérisées par une forte production de racines avec une haute longueur spécifique racinaire (SRL) permettant d'acquérir rapidement les ressources, une faible teneur en matière sèche et des tissus racinaires peu denses. Inversement, les espèces à faible vitesse de croissance sont caractérisées par des tissus racinaires très denses favorisant la conservation des ressources et la longévité racinaire (Ryser, 1996 ; Eissenstat *et al.*, 2000 ; Craine *et al.*, 2002 ; et Lavorel *et al.*, 2006). Ces travaux n'intègrent pas l'influence de l'architecture sur le fonctionnement des racines.

Les deux approches architecturales et fonctionnelles sont rarement utilisées conjointement et ne s'intéressent pas aux mêmes traits. Les études architecturales s'intéressent aux processus d'émission des axes, d'élongation à partir des apex et de ramification. Les études d'écologie fonctionnelle s'intéressent aux traits associés à l'allocation de la biomasse, à la morphologie racinaire et à leur physiologie (vitesse de croissance et d'acquisition des ressources minérales). De plus, l'architecture est difficile à étudier de part sa complexité, elle ne peut être étudiée qu'en conditions contrôlées. Pour finir, les deux approches ne sont pas utilisées par les mêmes communautés scientifiques.

Une autre approche consiste à concevoir des modèles architecturaux. La modélisation vise à une meilleure compréhension du fonctionnement et du développement du système racinaire. Elle assemble des informations obtenues par analyse et simule la croissance des racines et de nombreuses interactions dynamiques (Clausnitzer et Hopman, 1994 ; Pagès *et al.*, 1989 ; Somma *et al.*, 1998 ; Thaler et Pagès, 1998). Elle permet de synthétiser des observations dispersées, d'analyser la diversité architecturale à travers des traits racinaires et d'en simuler d'autres plus intégrés. Les modèles actuels sont développés sur un petit nombre d'espèces, surtout des plantes cultivées. Le modèle architectural « Root Typ » développé par Pagès *et al.*, (2004), est basé sur la décomposition

du développement racinaire en processus : l'émission, les croissances axiale et radiale, la ramification, la réitération et la mortalité racinaire. Il permet de simuler des systèmes racinaires de plantes cultivées, mais n'a jamais été testé pour simuler ceux de plantes herbacées spontanées.

La problématique générale de cette étude est d'analyser la diversité racinaire d'espèces herbacées en utilisant conjointement les trois approches : fonctionnelle, architecturale et modélisation. Ces espèces diffèrent de part leur origine (espèces cultivées et espèces spontanées méditerranéennes) et de part leur type de système racinaire (fasciculé, pivotant et mixte). Les objectifs de cette étude sont : (1) d'analyser les traits racinaires morphologiques et architecturaux pour essayer d'établir un lien entre l'approche fonctionnelle et architecturale ; (2) de tester si les trois grands types de systèmes racinaires (fasciculés, pivotants et mixtes) correspondent à différents groupes fonctionnels ayant des traits fonctionnels contrastés, 3) de tester le générique du modèle Root Typ (Pagès *et al.*, 2004) en modélisant l'architecture de dix-sept systèmes racinaires grâce à des paramètres estimés avec les traits racinaires architecturaux ; et (4) de valider ou réfuter l'utilisation du modèle en comparant les valeurs d'un trait racinaire, la longueur spécifique racinaire (SRL), obtenus par l'expérimentation ou par modélisation cela dix-sept espèces ont été cultivées en condition hydroponique pendant vingt-cinq jours. Une analyse de croissance a été réalisée de manière à déterminer les composantes racinaires de la vitesse de croissance des espèces ainsi que les traits architecturaux nécessaires au calcul des paramètres du modèle architectural de Pagès (2011). Les systèmes racinaires simulés sont alors comparés aux systèmes réels.

B. MATERIEL ET METHODES

1. Matériel végétal

La vitesse de croissance relative (RGR) et l'architecture racinaire ont été étudiées sur dix-sept espèces herbacées (tab 1). Ces espèces ont été sélectionnées pour présenter une large gamme de variation en ce qui concerne leur vitesse de croissance et leur architecture. Elles diffèrent par leur origine (14 espèces spontanées, 3 cultivars), leur famille (10 familles représentées), leur classe (7 monocotylédones, 10 dicotylédones) et leur type de système racinaire (pivotant, fasciculé et mixte). Trois de ces espèces sont des cultivars : une fétuque sélectionnée pour sa qualité fourragère et deux variétés de blé dur, l'une (Bidi17) était cultivée par les agriculteurs avant la révolution verte, l'autre (Primadur) est très utilisée actuellement. Les quatorze autres espèces sont des espèces spontanées pérennes provenant du domaine expérimental INRA de la Fage situé sur le plateau du Larzac (Aveyron) à 100 km au Nord-Ouest de Montpellier. Ces espèces sont choisies parmi les plus abondantes sur les parcours et sont localisées sur un gradient de ressources hydrique et minérale

correspondant à trois types de sols: un sol de doline (humide, profond (1m) relativement riche en nutriments), un sol sableux (sec, peu profond (0.2m) et pauvre en nutriments) et un sol aux caractéristiques intermédiaires.

Tableau 1. Liste des 17 espèces étudiées: nom latin, abréviation (Abr), famille botanique, classe, type de système racinaire, série de culture et dates des récoltes R1 et R2. Les espèces grisées sont issues d'éclats et les autres espèces sont issues de graines.

Espèces	Abr.	Famille botanique	Classe	Système racinaire	Série	R1 (j)	R2 (j)
La Fage							
<i>Bromus erectus</i>	Be	Poaceae	monocotylédone	fasciculé	B	6	22
<i>Carex flacca</i>	Cf	Cyperaceae	monocotylédone	fasciculé	B	6	22
<i>Festuca christiani-bernardii</i>	Fch	Poaceae	monocotylédone	fasciculé	A	7	27
<i>Koeleria vallisiana</i>	Kv	Poaceae	monocotylédone	fasciculé	B	6	22
<i>Arenaria aggregata</i>	Aa	Caryophyllaceae	dicotylédone	pivotant	B	6	22
<i>Centaurea pectinata</i>	Cp	Asteraceae	dicotylédone	pivotant	A	7	27
<i>Coronilla minima</i>	Cm	Fabaceae	dicotylédone	pivotant	B	6	22
<i>Galium corrudifolium</i>	Gc	Rubiaceae	dicotylédone	mixte	A	7	27
<i>Helianthemum canum</i>	Hc	Cistaceae	dicotylédone	pivotant	A	7	27
<i>Hieracium pilosum</i>	Hp	Asteraceae	dicotylédone	mixte	B	6	22
<i>Potentilla neumanniana</i>	Pn	Rosaceae	dicotylédone	mixte	A	7	27
<i>Prunella vulgaris</i>	Pv	Lamiceae	dicotylédone	pivotant	B	6	22
<i>Sanguisorba minor</i>	Sam	Rosaceae	dicotylédone	pivotant	A	7	27
<i>Seseli montanum</i>	Sem	Apiaceae	dicotylédone	pivotant	A	7	27
Cultivars							
<i>Festuca arundinaceae</i> cv 'centurion'	Fc	Poaceae	monocotylédone	fasciculé	B	6	22
<i>Triticum turgidum</i> subsp <i>durum</i> cv 'bidil7'	Bi	Poaceae	monocotylédone	fasciculé	A	5	13
<i>Triticum turgidum</i> subsp <i>durum</i> cv 'primadur'	Pr	Poaceae	monocotylédone	fasciculé	A	5	13

2. Culture des plantes

Les plantes sont cultivées à partir de graines ou d'éclats (tab 1). Les graines des cultivars ont été fournies par l'INRA et celles des espèces de La Fage ont été récoltées sur les parcours. Des tests de germination ont été réalisés pour déterminer le taux de germination de chaque espèce et quand il était nul ou très faible, les plantes ont été cultivées à partir d'éclats. Les plantes issues d'éclats ont été récoltées sur les parcours de La Fage et séparées en talles, c'est-à-dire en unités viables pour pousser. Les parties aériennes et racinaires des talles ont été coupées à 3-4cm de la base pour limiter la transpiration et favoriser la reprise.

Les graines, stérilisées à l'eau de javel à 2,6% durant cinq minutes pour éviter le développement de pathogènes, ainsi que les éclats ont été transférés dans des barquettes désinfectées à l'eau de javel et contenant de l'argile calcinée stérilisée. Les barquettes ont été placées dans une serre et

quotidiennement arrosées avec de l'eau déminéralisée. Quand les racines ont atteint une taille de 4-6cm et que les premières feuilles sont apparues, les plantes ont été cultivées en hydroponie au rhizoscope du CIRAD de Montpellier.

Description du rhizoscope

Le rhizoscope est situé dans une chambre de culture de 36m². Le rhizoscope est constitué de quatre unités dont chacune correspond à un bac de culture de 750L, un bac de reprise en cas de trop-plein et une cuve de 1000L (fig 1a). La solution nutritive circule dans les unités en circuit-fermé. Tous les retours de solution se font dans une cinquième cuve appelée cuve de mélange afin d'oxygéner (80% d'oxygène dissous) et de distribuer une solution nutritive homogène.

Chaque bac de culture contient 48 rhizobox correspondant aux unités de culture (fig 1). Ce sont des boîtiers transparents en plexiglass et de dimension 50cm x 20cm x 5cm (fig 1b). Une des faces des rhizobox est amovible ce qui permet de retirer le système racinaire sans l'abîmer. Sur l'autre face, se trouve des pics de 5cm de long, placés tous les deux centimètres les uns par rapport aux autres et en quinconce sur toute la longueur de la plaque. Ces pics permettent de maintenir les racines en place. Les rhizobox sont remplis de billes de verre de diamètre 1.5mm simulant le substrat.

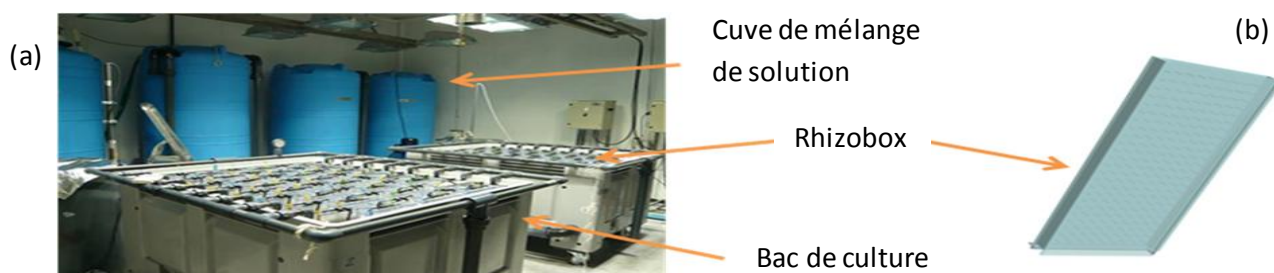


Figure 1. Dispositif expérimental de la chambre de culture en hydroponie utilisé pour étudier le développement racinaire. a) le rhizoscope, b) un rhizobox.

Les bacs ont été remplis de solution nutritive dont la composition est la suivante : 1,2mM $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$; 1,6mM $\text{MgSO}_4 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$; 0,7mM KNO_3 ; 0,5mM $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$; 10 μM $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$; 0,16 μM $(\text{NH}_4)_6\text{MoO}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$; 0,7 μM $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$; 0,8 μM $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$; 22,6 μM H_3BO_4 ; 0,4mM KH_2PO_4 ; 100 μM FeSO_4 ; 100 μM Na_2EDTA . Le pH de la solution a été réglé à 6.3 ± 0.05 pendant toute la période de culture. Le volume total de solution nutritive circulant dans l'ensemble du dispositif est de 4m³ et le volume de solution dans chaque bac de culture est de 500L. La solution nutritive a été conservée durant les quatre semaines de culture, car le prélèvement d'éléments minéraux par les plantes est négligeable par rapport à la quantité totale de solution. La solution nutritive est distribuée aux plantes par un système d'irrigation forcée. Chaque rhizobox possède une griffe d'irrigation composée de quatre asperseurs, distribuant la solution nutritive avec un débit de 1.25 L min⁻¹ durant toute la durée de l'expérience. Pour limiter le développement d'algues, les bacs sont recouverts de plaques opaques en PVC. Des trous ont été faits dans les

plaques au niveau de chaque rhizobox pour permettre le passage des tiges des plantes.

Au-dessus de chaque bac, quatre lampes ont été placées à une hauteur de 90cm de manière à fournir un rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) de $300\mu\text{mol}$ de photons. $\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Les autres conditions de culture ont été 14h de photopériode, 26.5/23.5°C de température jour/nuit et 60% d'humidité relative. L'humidité était régulée avec un brumisateur placé au-dessus des bacs.

3. Récoltes

Le nombre de rhizobox disponibles étant insuffisant pour cultiver toutes les espèces en même temps, deux séries successives de neuf et huit espèces ont été réalisées dans les mêmes conditions (tab 1) et en utilisant le même protocole expérimental. La première série a été réalisée du 28 mars au 24 avril 2012 et la deuxième série du 3 mai au 25 mai 2012. *Bromus erectus* a été utilisé comme espèce témoin dans chacune des séries. Entre les deux séries, tout le système de culture a été rincé et désinfecté et la solution nutritive a été changée.

Au moment du repiquage (t_0), les plantules ont été retirées des barquettes d'argile, rincées et transférées dans le rhizoscope à raison d'une plante par rhizobox. Pour chaque série, un total de douze plantes par espèce a été transplanté dans trois bacs de culture à raison de quatre individus par bac. Les individus ont été répartis aléatoirement par tirage au sort.

Deux récoltes ont été réalisées (tab 1). A chaque récolte, six plantes par espèce ont été prélevées (2 par bac). Les parties aériennes ont été coupées au niveau du collet et ont été analysées par un autre étudiant. Les rhizobox ont été retirés des bacs, placés au-dessus d'un récipient rempli d'eau et vidés de leur contenu en billes (Annexe 1). La plaque amovible des rhizobox a été retirée et le système racinaire, maintenu par les pics, a été récupéré. A chaque récolte, trois étapes ont été réalisées :

- Les systèmes racinaires des 6 individus par espèce ont été 'séchés' entre deux feuilles de papier filtre. Leur biomasse fraîche (Mf) est déterminée avec une balance de précision 10^{-4}g et le nombre total d'axes primaires est noté. Trois des six systèmes racinaires par espèce sont destinés aux analyses chimiques (résultats non présentés), les trois autres sont destinés à l'étude morphologique et architecturale.
- Pour déterminer la morphologie et l'architecture racinaire, les trois systèmes racinaires ont été scannés. Pour cela les racines ont préalablement été colorées avec du violet de méthyle ($0,5\text{g.L}^{-1}$) afin d'augmenter le contraste. Les racines ont été étalées sur un tamis plongé dans l'eau pour éviter le dessèchement racinaire. Les racines ne doivent pas se chevaucher car cela fausserait les valeurs lors de l'analyse de l'architecture racinaire. Puis un transparent a été placé sur les racines étalées et par friction, les racines ont été transférées sur ce dernier et scannées à une résolution de 600 dpi avec un scanner format A3 de type Epson (fig 9).
- Les systèmes racinaires des six individus de chaque espèce ont été placés à l'étuve à 60°C

durant minimum 48h. Leur masse sèche (Ms) a été déterminée avec la même balance.

4. Analyses d'images

a. Morphologie des systèmes racinaires

Le logiciel Winrhizo a été utilisé pour analyser les images des racines scannées. Pour chaque système racinaire, le logiciel détermine la longueur (Lr) et la surface projetée dans vingt classes de diamètre (de 0.05 à 0.1mm, avec une largeur de 0.05mm). A partir de ces données, la surface, le diamètre moyen et le volume sont calculés de la façon suivante :

Surface projetée (Sr) = nombre de pixels * aire d'un pixel

Diamètre moyen (Dmoy) = surface projetée / longueur totale

Volume (Vr) = \sum volume (v) de chaque classe de diamètre où $v = \pi * (Dmoy^2) / Lr$.

Trois traits morphologiques ont été calculés : la longueur spécifique racinaire (SRL = Lr/Ms), la densité des tissus racinaires (RTD = Ms/Vr) et la teneur en matière sèche racinaire (RDMC = Ms/Mf).

b. Analyse architecturale du système racinaire

Le logiciel DART (Le Bot *et al.*, 2010) a été utilisé pour analyser les images des systèmes racinaires scannés. L'analyse a été faite sur l'ensemble ou une partie du système racinaire en fonction de la taille des individus. Pour les systèmes pivotants l'analyse a été faite sur les 20 cm apicaux de la racine primaire et sur 2 racines latérales (fig 2a). Pour les systèmes fasciculés et mixtes (fig 2b et c respectivement), l'analyse a été faite sur trois racines principales, une petite, une moyenne et une grande.

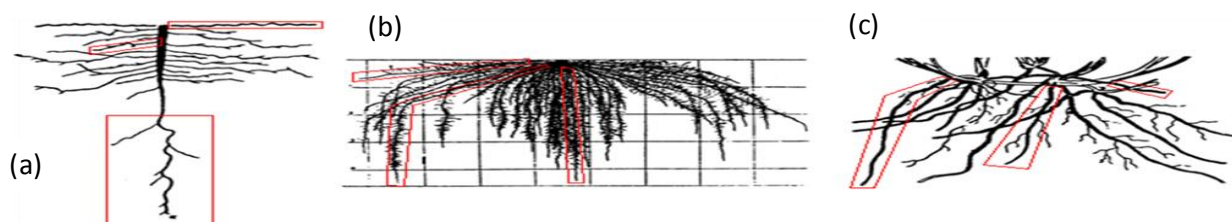


Figure 2. Représentation schématique des trois types de systèmes racinaires (Cannon, 1949): a) système racinaire pivotant, b) système racinaire fasciculé et c) système racinaire mixte. Les encadrés rouges correspondent aux zones analysées avec le logiciel DART.

Pour chaque racine sélectionnée et à chaque récolte, les variables suivantes ont été déterminées (fig 3) (les calculs sont détaillés dans la table des abréviations) :

- La distance inter-ramification (Dir) représente la distance séparant deux racines-filles sur une racine-mère déterminée en comptant le nombre de racines-filles sur un tronçon de 5 cm.
- La longueur de la zone apicale non-ramifiée (LZANR) est la distance entre la dernière ramification et l'apex.

- La vitesse de croissance moyenne (VC, en cm.jour⁻¹) a été mesurée de deux façons :
 - $VC = LZANR / 3$. En se basant sur les travaux de Pagès et Serra (1994); Pellerin et Tabourel (1995); et Aguirrezabal et Tardieu (1996), on considère que le LZANR représente l'allongement racinaire sur les trois derniers jours.
 - $VC = \text{longueur totale de la racine} / \text{âge}$. L'âge des racines d'ordre 1 est la différence entre la date de récolte et celle d'apparition des premières feuilles. L'âge des racines latérales d'ordre 2 a été estimé de la façon suivante : $\text{âge}_2 = \text{âge de la racine mère} (1 - (\text{distance d'insertion sur la racine} + LZANR \text{ de la mère} / \text{longueur de la mère}))$.

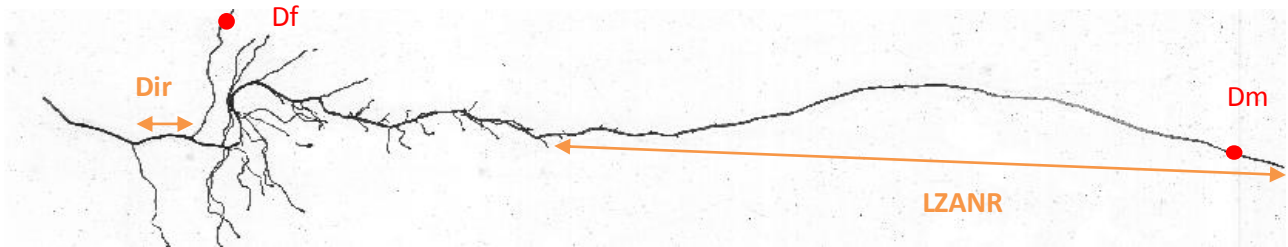


Figure 3. Traits racinaires architecturaux déterminés pour modéliser l'architecture racinaire. Dir : distance inter-ramification ; LZANR : zone apicale non ramifiée ; Df et Dm : diamètres apicaux fille et mère respectivement.

Le logiciel Image J (<http://rsbweb.nih.gov/ij/>) a été utilisé pour déterminer les diamètres apicaux filles (Df) et mère (Dm) des zones sélectionnées pour l'analyse architecturale. A 1mm de l'apex, dans la zone où la racine devient cylindrique, un segment a été tracé pour déterminer la valeur du diamètre apical (en nombre de pixels). Une résolution de 600 dpi correspond à 236.22 pixels par centimètre, la valeur a été divisée par 236.22. pour l'avoir en centimètre.

5. Traitement de données

a. Vitesse de croissance relative (RGR) et ses composantes

L'analyse de croissance (Evans, 1972 ; Hunt, 1982) permet d'analyser les causes des différences de vitesse de croissance relative entre espèces. Grâce à des mesures simples réalisées au cours des deux récoltes, l'analyse permet d'accéder aux paramètres d'allocation de biomasse, de morphologie et aux paramètres physiologiques concernant l'acquisition et la gestion de ressources par les feuilles ou les racines. La vitesse de croissance relative est l'incrément de biomasse de la plante entière (dMt) par unité de temps (dt) et par unité de biomasse présente dans la plante (Mt) :

$$RGR = \frac{dMt}{dt} \times \frac{1}{Mt}$$

Le RGR peut se décomposer de différentes façons selon le processus étudié (gestion du carbone ou des éléments minéraux). Cette étude étant essentiellement tournée sur les racines, le RGR a été considéré comme la résultante du fonctionnement racinaire ; il est décomposé en un produit de trois composantes (tab 1) :

$$RGR = \underbrace{\frac{dMt}{dt}}_{\text{Allocation}} \times \underbrace{\frac{1}{Lr}}_{\text{Morphologie}} \times \underbrace{\frac{Lr}{Ms} \times \frac{Ms}{Mt}}_{\text{Physiologie}}$$

où SAR représente la vitesse d'acquisition des ressources par les racines, SRL la longueur spécifique des racines et RMR l'allocation de la biomasse aux racines. Ces paramètres ont été calculés avec le programme de Bill Shipley (<http://pages.usherbrooke.ca/jshipley/recherche/>).

b. Modèle architectural

Un modèle architectural racinaire simplifié, Root Typ, a été utilisé (Pagès, 2011 ; Annexe 2) pour reconstruire des systèmes racinaires entiers à partir de paramètres mesurés à une échelle locale. Trois processus de développement racinaire sont considérés :

- Processus d'émission caractérisé par la relation linéaire entre le nombre de racines primaires et le temps, où la pente correspond à la vitesse d'émission (VE).
- Processus d'allongement caractérisé par la relation linéaire entre la vitesse de croissance (VC) et le diamètre apical des racines-mères, où la pente correspond à la vitesse d'élongation (PVD).
- Processus de ramification caractérisé par deux relations :
 - La relation exponentielle négative entre Dir et le diamètre apical de la racine-mère où l'asymptote correspond à la distance inter-ramification potentielle (Dirpot).
 - La relation linéaire entre diamètres apicaux des racines-filles et le diamètre apical de leur mère, où la pente correspond au rapport filles/mère (ratio). La variance des diamètres apicaux filles de chaque espèce est mesurée et correspond à la variabilité intra-spécifique de ces diamètres (vard).

La description du modèle se trouve en annexe 2. Les simulations sont réalisées avec un programme C++ et les analyses de données avec le logiciel R.2.15.

c. Analyses statistiques

Afin de tester si les traits racinaires (morphologiques - architecturaux) variaient en fonction de l'espèce et du type de système racinaire, des analyses de variance (ANOVA) à un facteur ont été réalisées. Des tests de normalité (Shapiro) ont été préalablement réalisés sur les données ; quand les conditions n'étaient pas vérifiées, une transformation en log a été appliquée. Si les conditions n'étaient toujours pas vérifiées, le test non paramétrique Kruskal-Wallis a été appliqué. L'ensemble des données a été utilisé pour tester ces effets, sauf pour RGR, SAR et RMR où les moyennes ont été utilisées. Après que les tests aient détectés un effet de l'un des facteurs, des tests post-hoc de Tukey sont effectués.

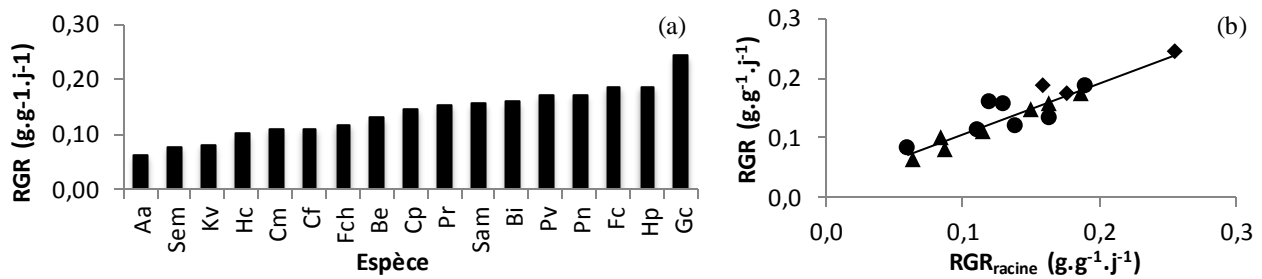


Figure 4. Gamme de variation de la vitesse de croissance relative (RGR) (a) et relation linéaire entre RGR et la vitesse de croissance relative des racines (RGR_{racine}) (b). La droite en pointillé est la ligne 1 :1. Abréviations dans le tableau 2.

Tableau 2. Résultats de l'analyse de variance (espèce, type de système racinaire) sur la vitesse de croissance relative et des traits racinaires pour les 17 espèces étudiées. ANOVA : valeur F et P pour l'effet du type de système racinaire et de l'espèce; Test de Kruskal Wallis : valeur T statistique et P pour les trois effets testés. En gras, les P significatives au seuil $\alpha=0.05$ (test bilatéral). Abréviations dans le tableau 1.

	Espèce		Système racinaire	
	Tstat	P	F	P
RGR	-	-	3.59	0.06
SAR	-	-	0.31	0.74
RMR	-	-	0.42	0.67
SRL	45.84	<0.001	11.47	<0.001
RTD	33.62	<0.001	3.38	<0.05
Dmoyen	36.09	<0.001	1.50	0.26
RDMC	40.95	<0.001	4.48	<0.05
	T stat	P	T stat	P
LZANR	98.83	<0.001	8.43	<0.05
Dir	203.29	<0.001	173.1	<0.001
Df	793.20	<0.001	53.9	<0.001
Dm	156.73	<0.001	91.9	<0.001
Df/Dm	1276.27	<0.001	8.60	<0.01

Tableau 3. Coefficient de corrélation de la vitesse de croissance et les traits racinaires de 17 espèces. Valeurs significatives au seuil $\alpha=0.05$ avec le test de Pearson : ^{ns}, $p>0.05$; ^{***}, $p<0.001$. Abréviations (tableau 1).

	RGR	
	r	P value
RGR _{racine}	0.84	***
SAR	0.04	ns
RMR	0.17	ns
SRL	0.67	***
RTD	-0.64	***
RDMC	-0.046	ns
Dmoyen	-0.21	ns

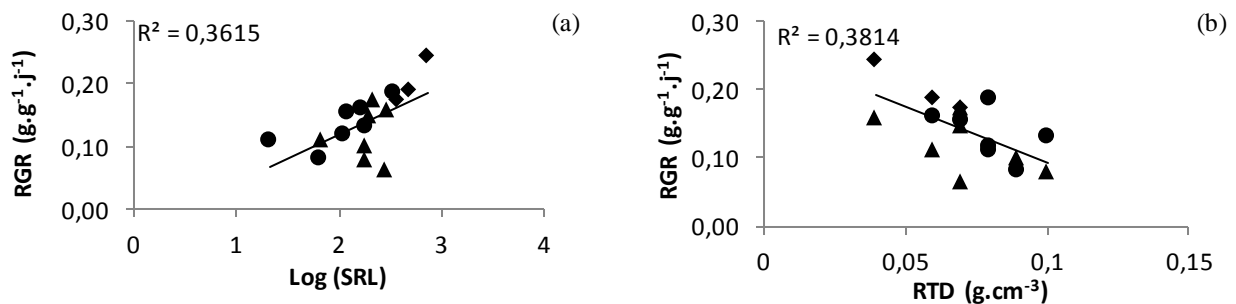


Figure 5. Relation entre la vitesse de croissance relative (RGR) de 17 espèces et deux de ses composantes : (a) la longueur spécifique racinaire (SRL), (b) la densité des tissus racinaires (RTD). ▲, systèmes racinaires pivotants ; ●, systèmes racinaires fasciculés ; ♦, systèmes racinaires mixtes.

Des tests de corrélation ont été réalisés entre la vitesse de croissance relative (RGR) et ses composantes en prenant les moyennes de chaque trait par espèce. Une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée sur l'ensemble des traits racinaires. L'ensemble des tests statistiques est mené avec le logiciel Statgraphics.

C. RESULTATS

1. Deux approches d'études des traits racinaires

Les photos et scans présentés en figure 9 et annexe 3 montrent la grande diversité de taille, de morphologie et d'architecture des systèmes racinaires étudiés. Cette diversité a été étudiée selon deux approches.

a. Vitesse de croissance relative (RGR) et ses composantes

Le RGR varie d'un facteur 6 entre les espèces ($0.06 \text{ g.g}^{-1}.\text{j}^{-1}$ pour *Arenaria aggregata* à $0.24 \text{ g.g}^{-1}.\text{j}^{-1}$ pour *Galium corrudifolium*) (fig 4a). Les ANOVA ont révélé un effet marginal ($P < 0.01$) du type de système racinaire (tab 2), avec une tendance à plus forte vitesse de croissance chez les espèces ayant un système racinaire mixte. Le RGR calculé sur l'ensemble de la plante est fortement corrélé au RGR des racines (fig 4b, tab 3). En général, ces deux vitesses sont identiques ; toutefois certaines espèces, comme *Hieracium pilosum* ont un $\text{RGR}_{\text{racine}}$ plus faible ($0.16 \text{ g.g}^{-1}.\text{j}^{-1}$) que le RGR plante entière ($0.19 \text{ g.g}^{-1}.\text{j}^{-1}$ pour RGR).

La décomposition du RGR en ses différentes composantes, physiologique (SAR), allocation (RMR) et morphologique (SRL), permet d'analyser les causes des différences de vitesse de croissance relative entre espèces. Pour les dix-sept espèces étudiées, les différences de RGR ne sont pas expliquées par des différences d'allocation de biomasse ou d'activité des racines, puisque les relations entre RGR et RMR d'une part et SAR d'autre part ne sont pas significatives (tab 3). Par contre les variations de RGR entre espèces sont expliquées par des variations de morphologie racinaire (tab 3). Les racines des espèces à faible vitesse de croissance ont des SRL faibles (fig 5a) des tissus racinaires denses (RTD élevé) (fig 5b).

Les ANOVA (tab 2) ont décelé que les trois types de système racinaire se différencient par leur longueur spécifique (fig 5a): les systèmes mixtes ont un SRL 2.6 à 3.7 fois plus important (538 m.g^{-1}) que les systèmes pivotants (206 m.g^{-1}) et fasciculés (145 m.g^{-1}). De plus, ces mêmes systèmes racinaires mixtes ont une densité tissulaire (RTD) et des teneurs en matière sèche (RDMC) plus faibles que les systèmes racinaires pivotants et fasciculés. A l'opposé les trois types de systèmes racinaires ne présentent aucune différence significative d'allocation de biomasse (RMR), de vitesse d'acquisition (SAR) et de diamètre moyen des racines (Dmoyen) (tab 2).

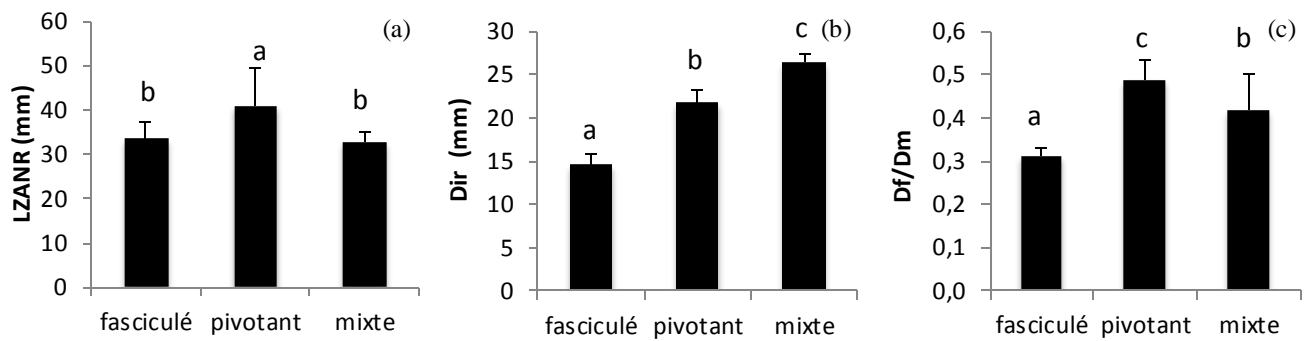


Figure 6. Moyenne et erreur standard des traits architecturaux selon le type de systèmes racinaires. (a) longueur de la zone apicale non ramifiée (LZANR) ; (b) distance inter-ramification (Dir) ; (c) rapport diamètre apical fille/diamètre apical mère (Df/Dm). a, b, c sont les résultats post-hoc du test Anova en tableau 2.

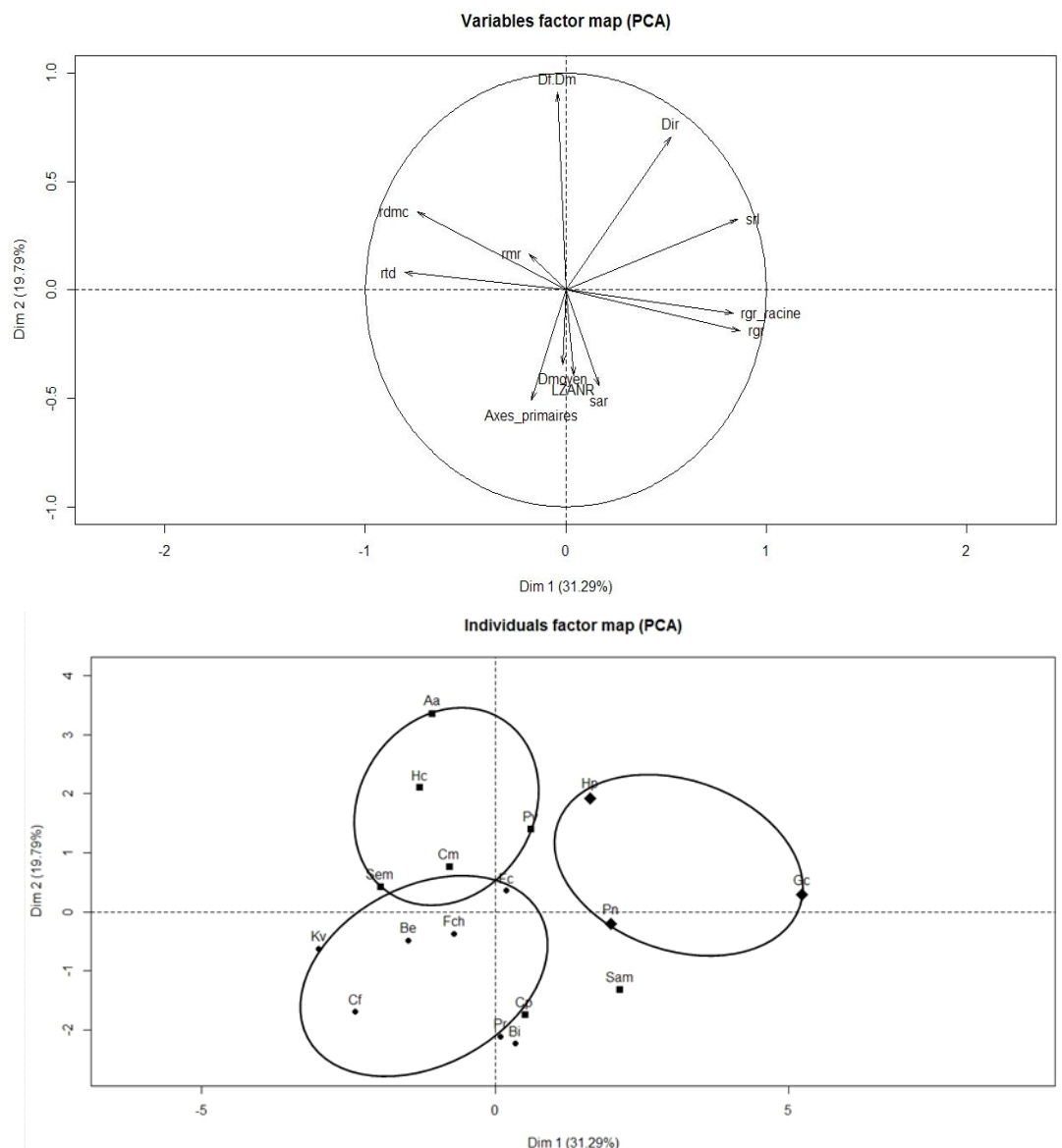


Figure 7. Analyse en composantes principales Représentation des (a) traits racinaires et (b) des dix-sept espèces. Les triangles représentent les systèmes racinaires pivotants ; les ronds correspondent aux systèmes racinaires fasciculés ; les losanges correspondent aux systèmes racinaires mixtes. Les abréviations sont dans le tableau 1.

b. Variabilité interspécifique des traits racinaires architecturaux

Le nombre d'axes primaires émis varie de 1 pour les systèmes racinaires pivotants à 5 – 7 pour les systèmes mixtes et 6 – 21 pour les systèmes fasciculés (tab 4).

La longueur de la zone apicale non ramifiée (LZANR) diffère entre espèces et type de systèmes racinaires (tab 2). Les systèmes pivotants ont de plus longues LZANR comparées aux systèmes mixtes et fasciculés (40,8 mm *vs* 32,7-33,4 mm respectivement) (fig. 6a). Il n'y a pas de différence significative entre les systèmes mixtes et fasciculés pour ce trait.

La distance inter-ramification (Dir) renseigne sur la disposition des racines secondaires sur les racines primaires. Cette distance varie de 9.8 mm (*K. vallensiana*) à 28.7 mm (*A. aggregata*) entre espèces ; elle diffère de façon significative entre les types de systèmes racinaires : les systèmes fasciculés présentant une Dir plus faible (14.5 mm) que les systèmes pivotants (21.7 mm) et les systèmes mixtes (26.4 mm) (fig 6b).

Le rapport diamètres apicaux filles/mère (Df/Dm) rend compte de la hiérarchie du système racinaire. Plus le rapport Df/Dm est élevé, plus les racines-filles ressemblent aux racines-mères, moins le système racinaire est hiérarchisé (et inversement). Ce rapport varie significativement entre espèces et entre types de système racinaire (tab 2 ; fig 6c). Les systèmes fasciculés sont plus hiérarchisés (Df/Dm, 0.38) que les systèmes pivotants (Df/Dm 0.57) et mixtes (Df/Dm 0.53).

c. Comparaison des deux approches d'études des traits racinaires

L'analyse en composante principale (ACP) réalisée sur douze traits et regroupant les traits morphologiques et architecturaux, capture 67.8% de la variance en trois composantes (fig 7). L'axe 1 explique 31.3% de la variation : il oppose des espèces caractérisées par une vitesse de croissance relative (RGR) et une longueur spécifique racinaire (SRL) élevées à celles ayant de fortes teneurs en matière sèche racinaire (RDMC) et des tissus racinaires denses (RTD). L'axe 2 explique 19.8% de la variation et oppose des systèmes racinaires faiblement hiérarchisés (Df/Dm élevé) avec des grandes distances inter-ramification (Dir) à ceux ayant une vitesse spécifique d'acquisition des ressources (SAR) élevée et émettant un grand nombre d'axes primaires, de fort diamètre et dont la zone apicale non ramifiée (LZANR) est longue (Fig 7a).

Les espèces s'opposent par leur type de système racinaire selon l'axe 1 (fig 7b). Les systèmes mixtes, à droite de l'axe 1, croient rapidement avec une grande longueur spécifique racinaire et sont associés à des tissus peu denses et de faibles teneurs en matière sèche. Les systèmes racinaires fasciculés à gauche de l'axe 1 et en bas de l'axe 2. Ce sont des espèces à faible vitesse de croissance qui conservent leurs ressources dans des tissus denses à fortes teneurs en matière sèche et qui émettent un grand nombre d'axes primaires, ayant des LZANR importantes et de fortes capacités d'absorption. Les systèmes mixtes présentent des caractéristiques intermédiaires.

Tableau 4. Nombre moyen d'axes primaires émis (Axes laires) et estimation des paramètres du modèle architectural des dix-sept espèces étudiées. Valeur (V) = estimation du paramètre ; significativité des valeurs : * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. R^2 = coefficient de la variance. Abréviations dans la table des abrégés et les espèces dans le tableau 1.

Ab	Axes laire	Dmin (mm)	Dmax (mm)	VE (j ⁻¹)		PVD (j ⁻¹)		Dirpot (mm)		Ratio (Df/Dm)		vard
	V	V	V	V	R ²	V	R ²	V	R ²	V	R ²	V
Aa	1	0.06	0.47	0.5	-	17.37 ^{***}	0.26	3.67 ^{**}	0.12	0.62 ^{***}	0.51	0.12
Be	6	0.11	0.38	0.18 ^{***}	0.75	11.80 ^{***}	0.27	2.27 ^{**}	0.44	0.37 ^{***}	0.86	0.05
Bi	7	0.09	0.50	0.52 ^{***}	0.88	74.64 ^{***}	0.82	2.17 ^{***}	0.51	0.29 ^{***}	0.83	0.06
Cf	21	0.04	0.71	0.88 ^{***}	0.95	8.18 ^{***}	0.59	1.81 ^{***}	0.54	0.30 ^{***}	0.81	0.08
Cm	1	0.09	0.60	0.5	-	9.54 ^{***}	0.31	4.28 ^{**}	0.10	0.47 ^{***}	0.84	0.08
Cp	1	0.09	0.55	0.5	-	26.47 ^{***}	0.46	3.70 ^{**}	0.26	0.35 ^{***}	0.77	0.08
Fc	7	0.07	0.37	0.24 ^{***}	0.82	22.07 ^{***}	0.65	2.35 ^{**}	0.24	0.38 ^{***}	0.87	0.04
Fch	6	0.05	0.47	0.18 ^{***}	0.53	13.70 ^{***}	0.67	1.61 ^{***}	0.55	0.21 ^{***}	0.72	0.04
Gc	7	0.08	0.42	0.22 ^{***}	0.89	19.99 ^{***}	0.35	1.98 ^{***}	0.28	0.36 ^{***}	0.83	0.05
Hc	1	0.09	0.31	0.5	-	18.14 ^{***}	0.36	4.55 [*]	0.05	0.65 ^{***}	0.81	0.07
Hp	1	0.11	0.29	0.5	-	22.49 ^{***}	0.26	3.90 ^{***}	0.26	0.58 ^{***}	0.90	0.04
Kv	5	0.04	0.71	0.16 ^{***}	0.82	9.11 ^{***}	0.55	2.48 ^{***}	0.37	0.31 ^{***}	0.84	0.08
Pn	5	0.07	0.62	0.15 ^{***}	0.97	14.10 ^{***}	0.39	3.43 ^{***}	0.16	0.31 ^{***}	0.73	0.05
Pr	8	0.11	0.58	0.49 ^{***}	0.73	58.11 ^{***}	0.67	2.00 ^{***}	0.54	0.31 ^{***}	0.84	0.07
Pv	1	0.06	0.39	0.5	-	13.57 ^{***}	0.41	2.14 ^{***}	0.39	0.40 ^{***}	0.82	0.05
Sam	1	0.09	0.52	0.5	-	25.55 ^{***}	0.47	4.17 ^{***}	0.40	0.37 ^{***}	0.84	0.06
Sem	1	0.08	0.22	0.5	-	21.25 ^{**}	0.37	2.45 ^{***}	0.66	0.55 ^{***}	0.88	0.05

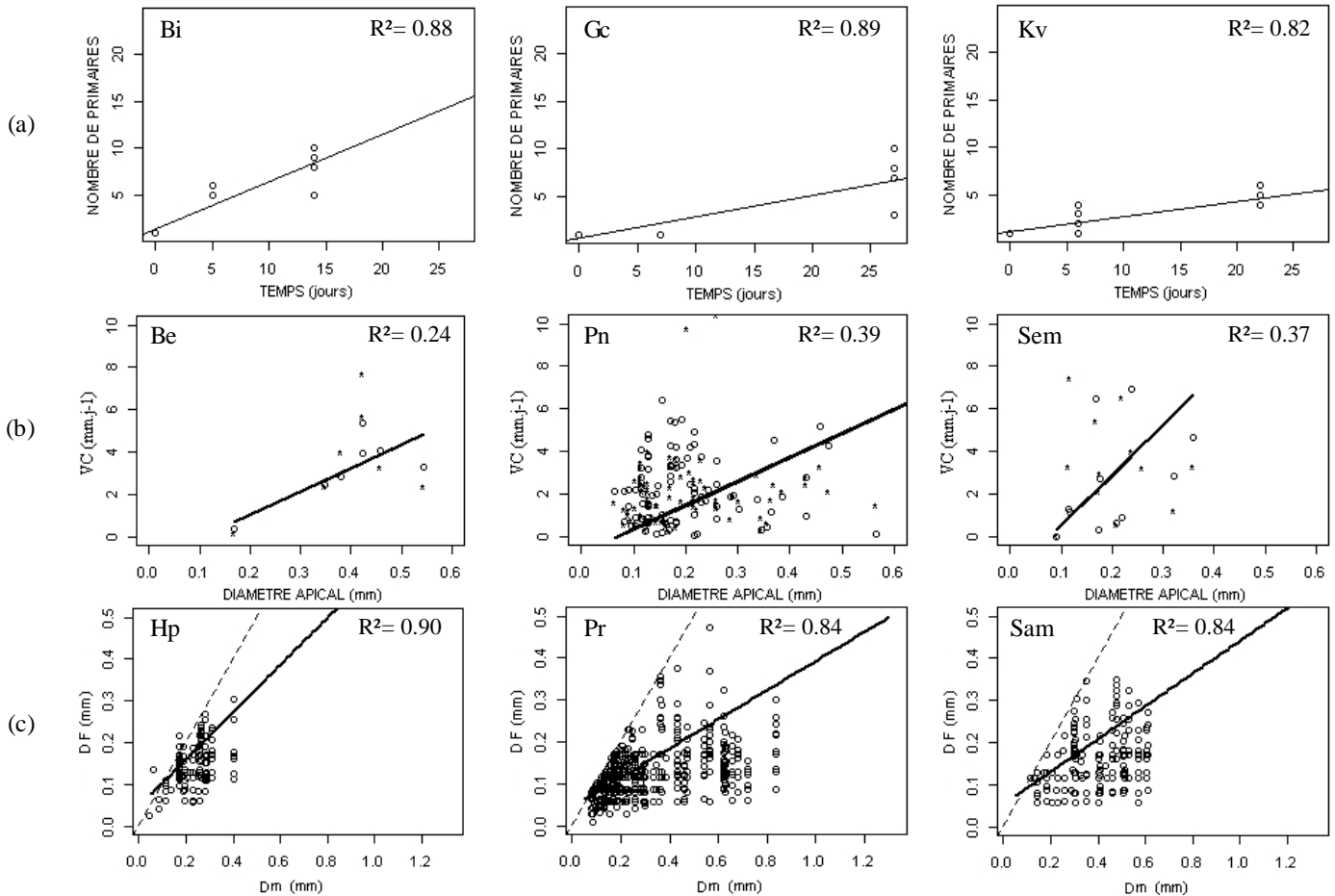


Figure 8. Relations permettant d'estimer les paramètres correspondant aux trois processus du développement racinaire: (a) vitesse d'émission (VE) des axes primaires = pente de la relation nombre d'axes primaires émis vs temps ; (b) vitesse d'élongation (PVD) = pente de la relation vitesse de croissance vs diamètre apical ; (c) ramification : pente de la relation diamètre apical fille vs diamètre apical mère. La droite en pointillée est la bissectrice. Les abréviations des espèces sont dans le tableau 1.

2. Modélisation des architectures des systèmes racinaires

a. Estimation des paramètres du modèle

Le modèle de croissance racinaire architectural Root typ développé par Pagès (2004) et amélioré en 2011 nécessite le calcul de six paramètres liés à trois processus majeurs : émission, allongement et ramification des racines. (Voir l'annexe 2 pour plus de détail sur le modèle).

i. Emission des axes racinaires

La vitesse d'émission (VE), calculée comme la pente de la relation entre nombre d'axes primaires émis et le temps (fig 8a), varie de 0.15 j^{-1} pour *Potentilla neumanniana* à 0.88 j^{-1} pour *Carex flacca* (tab 4). Les systèmes racinaires pivotants n'émettant qu'un seul axe primaire, VE a été fixée à 0.5 j^{-1} ce qui correspond à une émission de la racicule en deux jours (tab 4).

ii. Allongement des racines

Le processus d'allongement dépend de la vitesse de croissance (VC) et des diamètres apicaux des racines primaires (fig 8b). La gamme de variation des diamètres, caractérisée par l'écart entre diamètres apicaux minimal (Dmin) et maximal (Dmax), est considérable (tab 4). Des espèces, comme *Seseli montanum*, produisent des racines de diamètres proches (Dmin 0.08 – Dmax 0.22) ; d'autres espèces, comme *C. flacca* ou *K. vallensiana*, ont une large gamme de diamètres (Dmin 0.04 – Dmax 0.71) (tab 4).

La vitesse d'élongation (PVD) obtenue par la pente de la régression linéaire (diamètre apical vs VC) varie entre les espèces de 8.18 j^{-1} pour *C. flacca* et 74.64 j^{-1} pour *Triticum turgidum* cv 'bidi17' (tab 5). Toutefois, la qualité des relations n'est pas toujours bonne de part une forte hétérogénéité des valeurs, notamment pour les espèces issues d'éclats où la détermination de l'âge de chaque racine n'a pu être faite.

iii. Ramification racinaire

Le processus de ramification met en jeu la distance inter-ramification potentielle (Dirpot) et la pente de la relation (diamètres apicaux filles vs mère, ratio) (tab 5).

La relation entre diamètre apical et Dir qui est une exponentielle décroissante est hautement significative ($R^2 = -0.79$; $p < 0.001$) ; elle a permis de calculer Dirpot qui est égal à l'asymptote de cette relation. La gamme de valeur de Dirpot est de 1.61 mm pour *Festuca christiani-bernardii* et de 4.55 mm pour *Helianthemum canum*.

Le diamètre apical fille est positivement corrélé au diamètre apical mère ($R^2 = 0.15$; $p < 0.001$). Une variabilité interspécifique de la pente D_f/D_m est présente (tab 5) et suggère des différences dans le degré de hiérarchisation des systèmes racinaires ; le ratio varie de 0.21 (*F. christiani-bernardii* ;

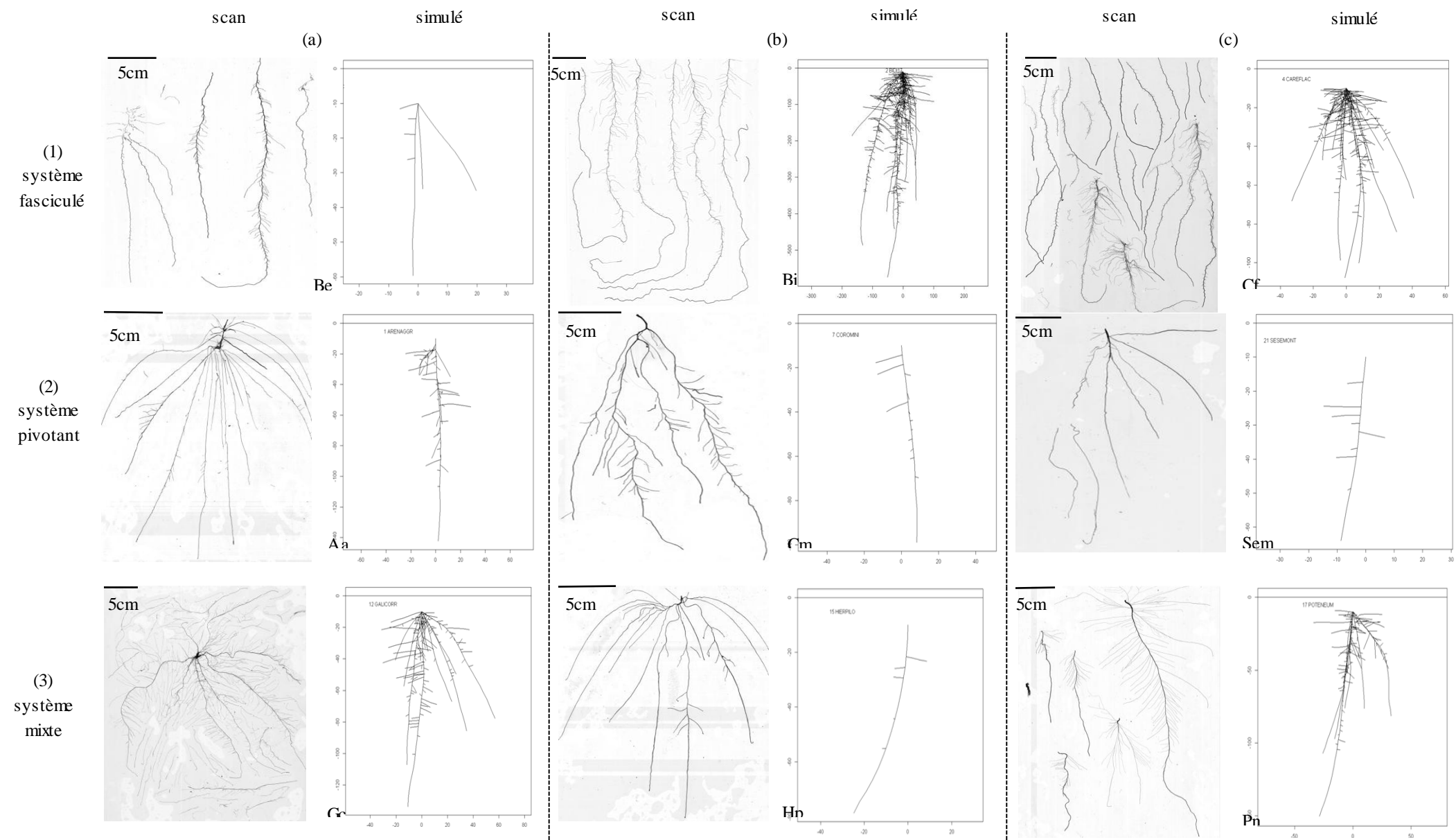


Figure 9. Comparaison entre systèmes racinaires réels et simulés par le modèle architectural de Pagès (2011) pour neuf espèces des 17 étudiées. A gauche, Image des racines scannées ; à droite, modélisation des architectures racinaires ; (1) système racinaire fasciculé, (2) Système racinaire pivotant, (3) système racinaire mixte. (Les autres espèces sont en annexe 2).

système très hiérarchisé) à 0.62 (*A. aggregata* ; système peu hiérarchisé), De plus, une variabilité intra-spécifique (vard) est présente pour toutes les espèces ($P < 0.001$).

b. Modélisation des architectures des dix-sept systèmes racinaires étudiés

La modélisation a été effectuée grâce aux paramètres estimés ci-dessus (tab 4). La figure 9 et l'annexe 3 présentent pour les trois types de systèmes racinaires, une comparaison entre les systèmes racinaires scannés et ceux simulés de façon qualitative par le modèle.

i. Système racinaire fasciculé (fig 9-1)

Les systèmes fasciculés sont formés de plusieurs axes primaires rattachés au plateau de tallage. Sur les images scannées, les différents axes ont été étalés les uns à côté des autres, alors qu'ils sont regroupés à une même base sur l'image simulée. La comparaison entre images scannées et simulations montre que les simulations réalisées reflètent bien les observations : 1) le nombre d'axes émis correspond en moyenne à celui observé (tab 4) : *B. erectus* (a) émet moins d'axes primaires que le cultivar 'bidil7' (b) et que *C. flacca* (c) ; 2) certaines racines primaires sont ramifiées, d'autres non ; 3) les racines secondaires sont courtes et séparées par une petite distance inter-ramification ; 4) les LZANR simulées sont courtes et ressemblent à celles observées.

ii. Système racinaire pivotant

Les systèmes racinaires pivotants émettent un seul axe primaire : le pivot. Pour les trois espèces observées (fig 9-2), le pivot est ramifié et émet de longues racines secondaires qui à leur tour, se sont ramifiées (racines tertiaires). La distance inter-ramification (Dir) est plus grande que chez les systèmes fasciculés. La LZANR est plus grande chez ce système. La simulation des trois espèces de la figure 9-2 ressemble peu aux observations. Le pivot est observé mais les axes secondaires émis sont courts et ne sont pas ramifiés ; la LZANR est courte. Seule la distance inter-ramification (Dir) est similaire à celle observée sur les images scannées.

iii. Système racinaire mixte

Le pivot et les axes surnuméraires émis des systèmes racinaires mixtes sont observées sur les images scannées (fig 9-3). Une importante longueur totale de l'ensemble des racines est observée. Tous les axes sont fortement ramifiés émettant des racines secondaires très fines. La distance inter-ramification est importante. Certaines racines secondaires de ces systèmes sont ramifiées en racines tertiaires. La zone apicale non-ramifiée (LZANR) est courte sur l'ensemble des racines-mères. *H. pilosum* (b) se distingue des deux autres espèces par un système moins ramifié ; il est proche des systèmes racinaires pivotants. La modélisation de *G. corrudifolium* (a) et *P.*

neumanniana (c) reflète relativement bien les systèmes racinaires observés quant au nombre d'axes primaires et secondaires émis, à la Dir importante et à une courte LZANR. La seule différence est la faible longueur des racines secondaires. La simulation de *H. pilosum* (b) est différente de l'observation. Le pivot est émis mais peu ramifié, et donc il n'y a pas de racines secondaires.

3. Etude d'un trait racinaire (SRL) mesuré par l'approche morphologique et la modélisation

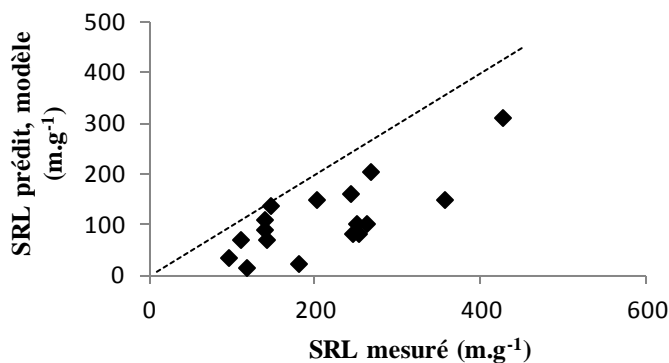


Figure 10. Corrélation entre la longueur racinaire spécifique (SRL) mesurée et prédite par le modèle. Chaque point représente une espèce et la droite en pointillée la droite 1 :1.

Le modèle développé a permis de calculer pour chaque espèce une longueur spécifique dite « prédite ». La figure 10 montre que la longueur racinaire spécifique (SRL) mesurée est fortement corrélée aux valeurs prédites par le modèle ($R^2 = 0.76$; $P < 0.001$). Même si le modèle sous-estime systématiquement les valeurs de SRL, la hiérarchie de ces espèces est conservée.

D. DISCUSSION

Les syndromes de traits synthétisés par l'ACP

Les dix-sept espèces étudiées montrent une grande gamme de variation quant à leur vitesse de croissance relative. Contrairement à nos attentes les plus fortes RGR ne sont pas obtenues pour les 3 cultivars. En décomposant le RGR en ses trois composantes, allocation de biomasse aux racines (RMR), morphologie (SRL) et physiologie (SAR, vitesse d'acquisition des ressources par unité de longueur racinaire), nos résultats montrent que les variations de RGR sont exclusivement liées à la composante morphologique (SRL). Ils sont en accord avec les travaux de Reich *et al.* (1998a, b), et de Poorter *et al.* (1991). En revanche, l'absence de relation entre la vitesse de croissance relative (RGR) et la vitesse d'acquisition des ressources (SAR) contraste avec les résultats de la littérature mettant en évidence une relation positive entre le RGR et SAR (Rodgers et Barneix, 1988 ; Poorter *et al.*, 1991, étude sur 24 espèces herbacées ; Reich *et al.*, 1998). Ces différences de résultats pourraient être expliquées par notre estimation du SAR qui mériterait d'être affinée. En effet par manque de données sur les teneurs en azote des organes, nous avons calculé le SAR comme un incrément de biomasse totale par unité de longueur racinaire alors que les autres auteurs ont

calculés le SAR comme un incrément d'azote par unité de longueur racinaire. Dans notre étude, le résultat le plus marquant est que les espèces à croissance rapide ont une plus grande longueur spécifique racinaire (SRL) et de faibles densité de tissus (RTD). Le SRL est un trait caractérisant les aspects économiques du système racinaire (Ryser, 2006) ; il se décompose en deux composantes : le diamètre et la densité des tissus (RTD) ; Les espèces a fort SRL ont des racines fines et/ou peu denses permettant une exploitation plus fine du milieu. Le SRL est donc souvent associé à des plus fortes capacités d'acquisition des ressources. Dans notre cas, le RGR n'est pas corrélé au diamètre moyen ce qui montre que les variations de RGR et de SRL sont surtout liées à des différences de densité de tissus. La densité des tissus (RTD) correspondent aux caractéristiques anatomiques et chimiques d'une espèce. Les espèces ayant de fortes RTD (vitesse de croissance faible) présentent une forte proportion de xylème et de grosses parois cellulaires (Wahl and Ryser, 2000 ; Hummel *et al.*, 2007 ; Roumet *et al.*, 2008) leur permettant d'assurer leur résistance et leur longévité (Roumet *et al.*, 2008). Ce sont des espèces tolérantes vivant plutôt dans des sols pauvres en nutriments (Grime et Hunt, 1975 ; Lambers et Poorter, 1992 ; Ryser et Lambers, 1995).

Les différences de RGR ne sont pas liées à des paramètres architecturaux et l'ACP montrent clairement une opposition entre traits architecturaux et le RGR et ses composantes morphologiques. Seule la vitesse d'acquisition des ressources (SAR) est liée à la vitesse d'émission des axes primaires et à la vitesse d'élongation et à la zone apicale non-ramifiée (LZANR). Ces résultats suggèrent que la vitesse d'acquisition des ressources (SAR) résulte surtout de l'activité d'acquisition de la LZANR qui correspond à la zone d'absorption des minéraux et de l'eau.

Cette étude a montré qu'il existe peu de liens entre l'architecture et la vitesse de croissance relative (RGR) au sein d'une espèce. Le RGR est plus dépendant de la morphologie conditionnant la finesse d'exploitation du milieu que de l'architecture du système racinaire. Ces résultats suggèrent que le rôle principal de l'architecture serait plutôt lié à l'ancrage de la plante dans le sol (Coutts, 1983 ; Ennos *et al.*, 1993 ; Fitter, 2002) et à son aptitude à acquérir l'eau en profondeur ce qui ne peut être visible dans des conditions hydroponiques et sur des plantules.

Les trois types de système racinaire montrent des différences au niveau des traits racinaires morphologiques et architecturaux même si les plantes étudiées n'étaient qu'au stade plantule.

Les systèmes fasciculés sont des structures typiques des monocotylédones. Ils sont appelés dans la littérature anglophone des systèmes herringbones (en arête de hareng), car les racines latérales sont portées essentiellement par un axe racinaire principal, on dit que ce type de système racinaire est très hiérarchisé. Notre étude montre aussi que ces systèmes racinaires sont caractérisés par l'émission d'un grand nombre de racines primaires ayant une petite zone apicale non ramifiée (LZANR), une courte distance inter-ramification (Dir) et un ratio D_f/D_m élevé indiquant aussi une

forte hiérarchisation du système. Les systèmes herringbones de Poaceae sont aussi caractérisés par des tissus racinaires très denses ce qui est en accord avec d'autres travaux ayant comparé les traits des systèmes racinaires des Poaceae avec ceux des dicotylédones (Fitter *et al.*, 1988 ; Fitter et Stickland, 1991 ; Taub et Goldberg, 1996 ; Roumet *et al.*, 2008). Dans la littérature, les systèmes herringbones sont supposés plus efficaces pour l'acquisition des ressources car au sein du système racinaire, il y a moins de compétition car peu de chevauchement des zones de déplétion.

A l'opposé, les systèmes racinaires pivotants sont caractérisés par la présence d'un seul axe primaire, le pivot. Les racines latérales se développent le long du pivot et sont elles-mêmes porteuses de racines d'ordre plus élevé. Ces racines sont dites de type « dichotomique » ou faiblement hiérarchisées, comme le montre le ratio Df/Dm qui est très élevé pour les systèmes pivotants. La zone apicale non-ramifiée correspond à la zone d'assimilation des ressources. Les dicotylédones sont plus efficaces dans la capture des ions immobiles sur des petits volumes de sol (Fitter *et al.*, 1991) et les monocotylédones sont efficaces dans celle des ions mobiles dans de larges volumes de sol, et des sols hétérogènes (Fitter 1985, Fitter 1987, Fitter *et al.* 1991). De plus, l'efficacité d'acquisition du phosphore est plus haute pour les monocotylédones que les dicotylédones (Nielsen *et al.* 1994). Une plus grande zone apicale non-ramifiée serait nécessaire à l'assimilation d'ions immobiles.

Les systèmes mixtes se rapprochent des systèmes pivotants pour leur architecture mais de par leur plus grande vitesse de croissance (RGR) et une forte longueur spécifique racinaire très importante (SRL) qui leur permettent certainement de coloniser très vite les milieux.

Au sein de chaque groupe et au sein de chaque espèce, les résultats sont parfois très hétérogènes ; Ceci peut être du soit à l'hétérogénéité du matériel végétal de départ : graines d'espèces spontanées récoltées *in natura*, l'utilisation de plantes issues de graines ou d'éclats, soit aux conditions de culture. Le rhizoscope a été conçu pour des espèces cultivées (riz, maïs, coton) et a été testé pour la première fois dans notre étude sur des espèces spontanées de taille beaucoup plus petite que les espèces cultivées et aux exigences différentes. Il a fallu faire des compromis sur les conditions de culture (photopériode, pH, PAR...) et il semble que pour certaines espèces, les conditions expérimentales de l'étude n'étaient pas optimales. Lors de l'implantation, certains individus n'ont pas ou peu réussi à s'acclimater aux conditions du rhizoscope d'où une forte hétérogénéité au sein d'une espèce, notamment pour les espèces en rosette et de petite taille. De plus, en fin de culture les graminées présentaient des symptômes de jaunissement des feuilles. Les deux hypothèses qui peuvent être faites sont (i) un pH trop élevé, ou (ii) une mauvaise oxygénation dans les bacs. Il faudrait poursuivre le travail en recommençant l'étude architecturale de ces dix-sept espèces dans les conditions de culture utilisées (en hydroponie) tout en améliorant l'implantation, la solution

nutritive et en augmentant le nombre d'individus par espèce pour avoir des résultats plus homogènes.

Modélisation des dix-sept systèmes racinaires étudiés

Le modèle « Root typ » (Pagès, 2004), développé plutôt pour des espèces cultivées a permis de simuler les systèmes racinaires des dix-sept espèces étudiées. Pour les monocotylédones, la simulation du système racinaire correspond le mieux à l'observation. La simulation des systèmes racinaires pivotants et mixtes ne ressemble moins à l'observation. Ce modèle a été construit à partir des données d'arbre (Chêne, Pagès et Serra, 1994;) et de monocotylédones (maïs, Pellerin et Tabourel, 1995) ce qui expliquerait la similitude de la modélisation et de l'observation des monocotylédones. Chez les dicotylédones, c'est le processus d'élongation des racines qui est le moins bien simulé, les longueurs des axes secondaires étant beaucoup plus court sur le système simulé par rapport à l'observation. L'estimation de la vitesse de croissance (VC) par deux méthodes (la longueur totale de la racine et son âge ; la zone apicale non ramifiée (LZANR) et trois jours pour qu'un primordium se développe (Pagès et Serra, 1994)) a faussé le processus d'élongation. Il serait bon de revenir sur le temps d'apparition d'un primordium (3 jours) en réalisant une expérience permettant de visualiser le développement architectural de chaque espèce, notamment les dicotylédones (rhizotrons, Pagès *et al.*, 2010). Malgré les différences entre simulé et observé, la comparaison entre les valeurs de SRL mesurées et prédites par le modèle est encourageante. Même si les valeurs prédites sont sous estimées, la hiérarchie des espèces est conservée. Afin de tester la pertinence du modèle, il faudrait continuer à prédire d'autres variables telles que le volume occupé par le système racinaire dans le sol ou encore la vitesse de croissance relative (RGR).

Perspectives

Cette étude novatrice utilisant la modélisation pour estimer des traits racinaires d'espèces spontanées n'est qu'au stade de développement et mériterait d'être approfondie. En parallèle à cette étude, une expérience en rhizotrons pourrait être réalisée pour connaître la durée de développement d'un primordium et ceci pour chaque espèce étudiée. Cette expérience permettrait une estimation correcte de la vitesse de croissance et ainsi l'amélioration du modèle pour le processus d'allongement racinaire. Il serait également nécessaire de mieux estimer l'acquisition des ressources grâce à une analyse chimique déterminant la quantité d'azote acquise au cours du temps par les racines. Les paramètres morphologiques sont difficiles à intégrer dans la modélisation car aucune relation n'a été décelée entre les traits racinaires architecturaux et morphologiques. En revanche, l'analyse Winrhizo pourrait être prolongée en calculant des paramètres architecturaux classiques des systèmes racinaires scannés comme les connexions interne-interne, externe-interne ; le nombre

de ramification...ces paramètres pourraient peut-être améliorer la simulation, et donc le modèle Rootyp de Pagès (2004) en apportant de nouveaux paramètres architecturaux.

Cette même étude pourrait être menée pour observer la variation de l'architecture et des traits morphologiques en réponse à des facteurs abiotiques et biotiques en conditions contrôlées (pot, rhizotrons, rhizobox).

Si les simulations étaient similaires aux observations, elles pourraient servir à étudier la réponse des espèces aux variables environnementales, les compétitions interspécifiques à l'échelle d'une communauté pour acquérir les ressources nécessaires à leur survie ; à connaître le volume d'occupation du système racinaire dans le sol pour calculer, par exemple, l'abondance de l'espèce dans un milieu. Elles pourront également servir à relier l'architecture à d'autres fonctions importantes comme l'ancrage, les vitesses de respiration, de décomposition, ou les interactions avec les microorganismes du sol.

BIBLIOGRAPHIE

- AGUIRREZABAL L.A.N, TARDIEU F., (1996). An Architectural analysis of the elongation of field-grown sunflower root systems. Elements for modelling the effects of temperature and intercepted radiation. *Environmental and Experimental Botany*. 411-420.
- CANNON W.A., (1949). A tentative classification of root systems. *Ecology*, vol 30, N°4, 542-548.
- CLAUSNITZER V., HOPMANS J.W., (1994) Simultaneous modeling of transient three-dimensional root growth and soil water flow. *Plant and Soil*, 164, 299–314.
- COUTTS M.P., (1983). Root architecture and tree stability. *Plant Soil*, 71, 171-188.
- CRAINE J.M., TILMAN D., WEDIN D., REICH P., TJOELKER M., KNOPS J., (2002) Functional traits, productivity and effects on nitrogen cycling of 33 grassland species. *Functional Ecology*, 16, 563-574.
- DIAZ S., HODGSON J.G., THOMPSON K., CABIDO M., CORNELISSEN J.H.C., JALILI A., MONTSERRAT-MARTI G., GRIME J.P., ZARRINKAMAR F., ASRI Y., BAND S.R., et al., (2004) The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15, 295-304.
- EISSENSTAT D.M., WELLS C.E., YANAI R.D., WHITBECK J.L., (2000). Building roots in a changing environment: implications for root longevity. *New Phytologist*, 147, 33–42.
- ENNOS A.R, CROOK M.J., GRIMSHAW C., (1993). A comparative study of the anchorage systems of Himalayan balsam *Impatiens glandulifera* and mature sunflower *Helianthus annuus*. *Journal of Experimental Botany*, 44, 133-146.
- EVANS G.C., (1972). *The Quantitative Analysis of Plant Growth*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- FITTER A.H., (1986). The topology and geometry of plant root systems: influence of watering rate on root system topology in *Trifolium pretense*. vol. 58, n°1, pp. 91-101
- FITTER A.H., (2002). Characteristics and functions of root systems. *Plant Roots, the Hidden Half*. Eds. Y Waisel,
- FITTER A., NICHOLS R., HARVEY M., (1988). Root system architecture in relation to life history and nutrient supply. *Function Ecology*, 2, 345-351.
- FITTER A.H., STICKLAND T.R, HARVEY M.L, WILSON G.W. (1991). Architectural analysis of plant root systems. 1. Architectural correlates of exploitation efficiency. *New phytologist*, 118, 375-382
- GRIME J.P., HUNT R., (1975). Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology* 63, 393-422.

GRIME J.P., THOMPSON K., HUNT R., HODGONS J.G., CORNELISSEN J.H.C., et al., (1997). Integrated screening validates primary axis of specialisation in plants. *Oikos*, 79, 259-281.

HUMMEL I., VILE D., DEVAUX J., RICCI B., BLANCHARD A., GARNIER E., ROUMET C., (2007). Relating root structure and anatomy to whole plant functioning in 14 herbaceous Mediterranean species. *New phytologist*, 173, 313-321.

HUNT R., (1982). *Plant Growth Curves. The Functional Approach to Plant Growth Analysis*. Edward Arnold, London.

LAMBERS H., POORTER H., (1992). Inherent variation in growth rate between higher plants : a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, 23, 187-261.

LAVOREL S., DIAZ S., PAUSAS J., MCINTYRE S., CORNELISSEN J.H.C., GARNIER E., HARRISON S.P., (2006). Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? In: CANADELL J., PITELKA L.F., PATAKI D. (eds.). *Terrestrial ecosystems in a changing World*. Springer-Verlag, New York.

LE BOT G., PASCO D., DESBIENS J.F., (2010). Analyse comparative des changements dans les valeurs véhiculées par les programmes d'éducation physique québécois entre 1981 et 2003, *Science et Motricité*, 71, 41-48.

NIELSEN K.L., LYNCH J.P., JABLOKOW A.G., CURTIS P.S., (1994). Carbon cost of root systems: an architectural approach. *Plant and Soil*, 165, 161 – 169.

PAGES L., (2011). Links between root developmental traits and foraging performance. *Plant, Cell and Environment*, 34 (10), 1-11.

PAGES L. JORDAN M.O., PICARD D., (1989). A simulation model of the three-dimensional architecture of the maize root system. *Plant and Soil*, 119, 147-154.

PAGES L., SERRA V., (1994). Growth patterns of the lateral roots of young oak (*Quercus robur*) tree seedlings. Relationship with apical diameter. *New phytologist*, 130, 503-509.

PAGES L., VERCAMBRE G., DROUET J.L., LECOMPTE F., COLLET C., LE BOT J., (2004). Root typ : a generic model to depict and analyse the root system architecture. *Plant and Soil*, 258, 103-119.

PAGES L., SERRA V., DRAYE X., DOUSSAN C., PIERRET A., (2010). Estimating root elongation rates from morphological measurements of the root tip. *Plant Soil*, 328, 35-44.

PELLERIN S., TABOUREL F., (1995). Length of the apical unbranched zone of maize axile roots- is relationship to root elongation rate. *Environmental and Experimental Botany*, 35, 193-200.

POORTER H., VAN DER WERF A., ATKIN O.K., LAMBERS H., (1991). Respiratory energy requirements of roots vary with the potential growth rate of a plant species. *Physiologia Plantarum*, 83, 469-475.

REICH P.B., WALTERS M.B., TJOELKER M.G., VANDERKLEIN D., BUSCHENA C., (1998). Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate (a). *Functional Ecology*, 12, 395–405.

REICH P.B., TJOELKER M.G., WALTERS M.B., VANDERKLEIN D.W., BUSCHENA C., (1998). Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology*, 12, 327-338.

RODGERS C.O., BARNEIX A.J., (1988). Cultivar differences in the rate of nitrate uptake by intact wheat plants as related to growth rate. *Physiology Plant* 72, 121-126.

ROUMET C., LAFONT F., SARI M., WAREMBOURG F., GARNIER E., (2008). Root traits and taxonomic affiliation of nine herbaceous species grown in glasshouse conditions. *Plant Soil*, 312, 69-83.

RYSER P., (1996). The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots : a comparison of five ecologically contrasting grasses. *Functional Ecology*, 74, 717-723.

RYSER P., LAMBERS H., (1995). Root and leaf attributes accounting for the performance of fast- and slow-growing grasses at different nutrient supply. *Plant and Soil* , 170, 251-265.

SOMMA F., HOPMANS J. W., and CLAUSNITZER V., (1998). Transient three-dimensional modeling of soil water and solute transport with simultaneous root growth, root water and nutrient uptake. *Plant & Soil* 202:281-293.

TAUB D.R., GOLDBERG D., (1996). Root system topology of plants from habitats differing in soil resource availability. *Function Ecology*, 10, 258-264.

THALER P., PAGES L., (1998). Modelling the influence of assimilate availability on root growth and architecture. *Plant and Soil*, 201 : 307-320.

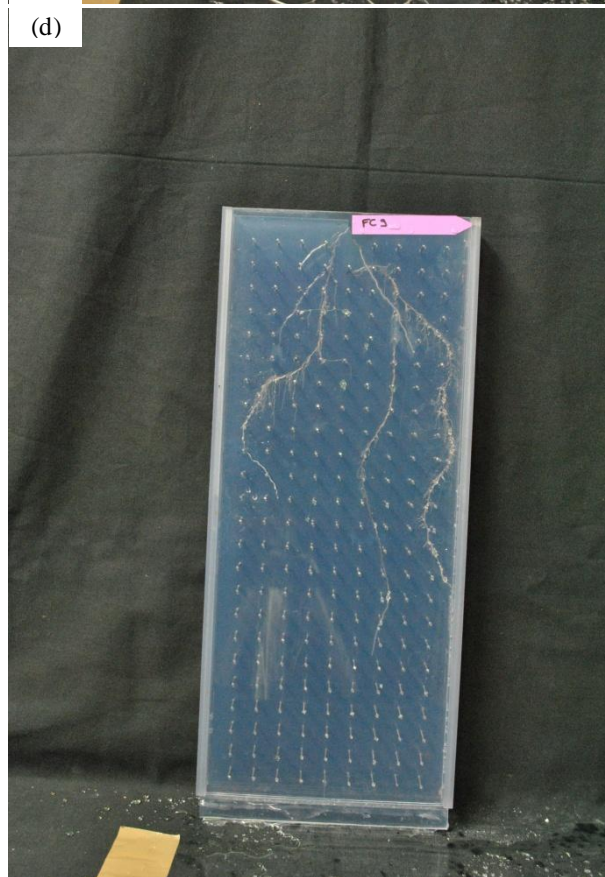
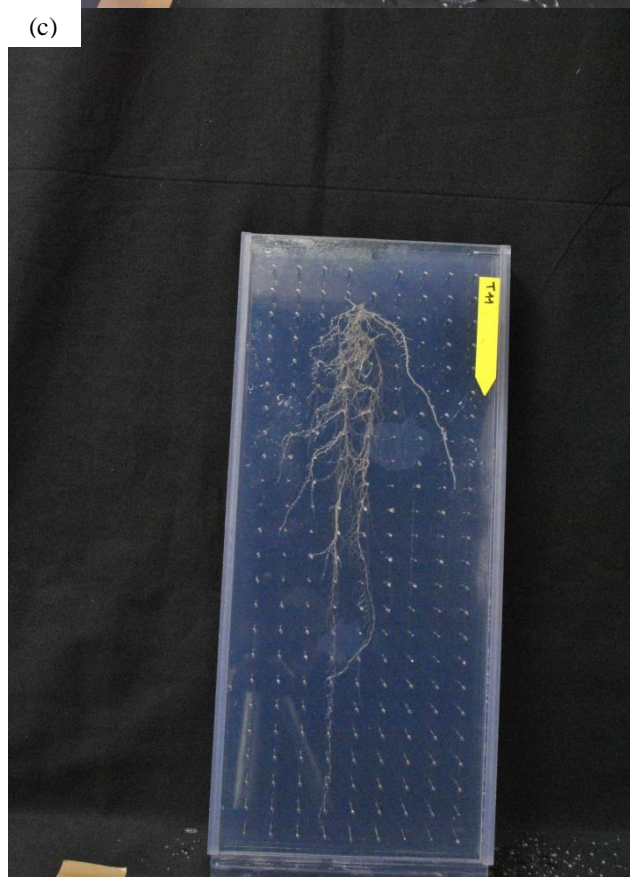
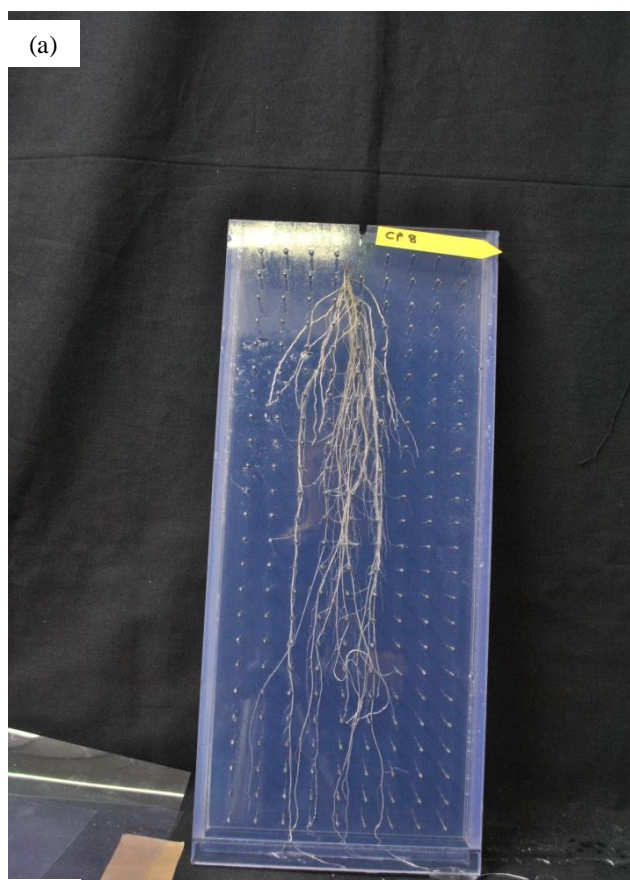
VIOLLE C., NAVAS M.L., VILE D., KAZAKOU E., FORTUNEL C., Hummel I., GARNIER E., (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882-892..

WAHL S., RYSER P., (2000). Root tissue structure is linked to ecological strategies of grasses. *New Phytologist*, 148, 459-471.

WRIGHT I.J., REICH P.B., WESTOBOY M., ACKERLY D.D., BARUCH Z., BONGERS F., et al., (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821-827.

ANNEXES

Annexe 1. Photos de deux systèmes racinaires se développant dans un rhizobox du rhizoscope du Cirad de Montpellier récoltés à 27 jours. (a) *Centaurea pectinata* ; (b) *Sanguisorba mino* ;(c) *Bromus erectus* ; (d) *Festuca christiani-bernardii*.



Annexe 2. Description du modèle architectural racinaire, Root typ de Pagès (2004, 2011).

La modélisation permet une meilleure compréhension du fonctionnement et du développement des systèmes racinaires. Le modèle architectural racinaire est basé sur la décomposition du développement racinaire en plusieurs processus : l'émission, la croissance axiale et radiale, la ramification et la mortalité-abscission racinaire.

L'objectif de la modélisation est (i) d'assembler et de synthétiser des informations en un tout cohérent ; (ii) de quantifier les règles de développement avec des paramètres ; et (iii) de produire des systèmes racinaires théoriques.

Pour cela, lors de la phase expérimentale, plusieurs mesures sont effectuées afin de déterminer les paramètres des processus étudiés. Trois des cinq processus sont mesurés : l'émission, la croissance axiale (allongement) et la ramification racinaire. A plusieurs dates de récolte, des mesures de traits morphologiques racinaires sont réalisés : compter le nombre d'axes primaires émis ; mesurer les diamètres apicaux de chaque racine ; mesurer la longueur de la zone apicale non-ramifiée (LZANR) c'est-à-dire la distance entre la dernière ramification et l'apex ; et la distance inter-ramification (Dir) séparant deux racines-filles sur la racine-mère. Ces traits sont identifiés sur la figure 10.

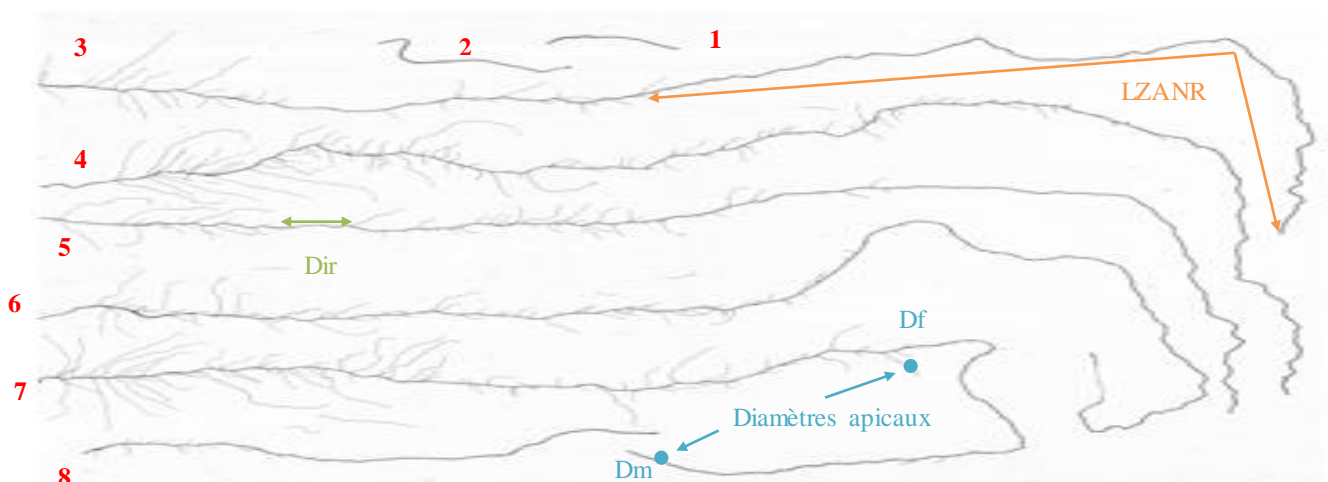


Figure 11. Traits morphologiques racinaires mesurés lors des récoltes pour permettre la modélisation architecturale racinaire. Les numéros de 1 à 8 représentent le dénombrement d'axes primaires émis par la plante ; Dir : distance inter-ramification ; LZANR : la zone apicale non-ramifiée ; et les diamètres apicaux mère (Dm) et fille (Df).

A partir de ces données, les paramètres des processus racinaires sont estimés. Deux paramètres caractérisent l'émission racinaire : le nombre maximal d'axes primaires émis au cours de la vie d'une espèce et la vitesse d'émission de ces axes (VE). La relation (nombre de racines primaires vs temps) est tracée pour obtenir ces paramètres (fig 11a). Le processus d'allongement est caractérisé par deux paramètres (pente de la vitesse de croissance vs diamètre apical (PVD) et le diamètre apical minimal (Dmin) en deçà duquel la vitesse de croissance est nulle) (fig 11b). Une estimation de la vitesse de croissance (VC) a été déterminée à la fois via la longueur de la zone apicale non-ramifiée (LZANR) (Pagès et Serra, 1994 ; Pellerin et Tabourel, 1995 ; et Aguirrezabal et Tardieu,

1996) et via longueur/âge. Les deux estimations ont été confrontées pour estimer la durée d'émergence des racines. Les diamètres apicaux extrêmes mesurés (petit : D_{min} et grand : D_{max}) sont notés et seront utilisés pour le processus d'allongement. La ramification est représentée par deux relations (distance inter-ramification *vs* diamètre apical et diamètre apical fille *vs* diamètre apical mère). Ces deux relations (fig 11c et d) permettent de déterminer la distance inter-ramification potentielle (Dirpot), c'est-à-dire la plus petite distance inter-ramification ; la hiérarchie mère-fille par le rapport des diamètres apicaux filles/mères (ratio) et la variabilité intra-spécifique des diamètres apicaux filles (Vard).

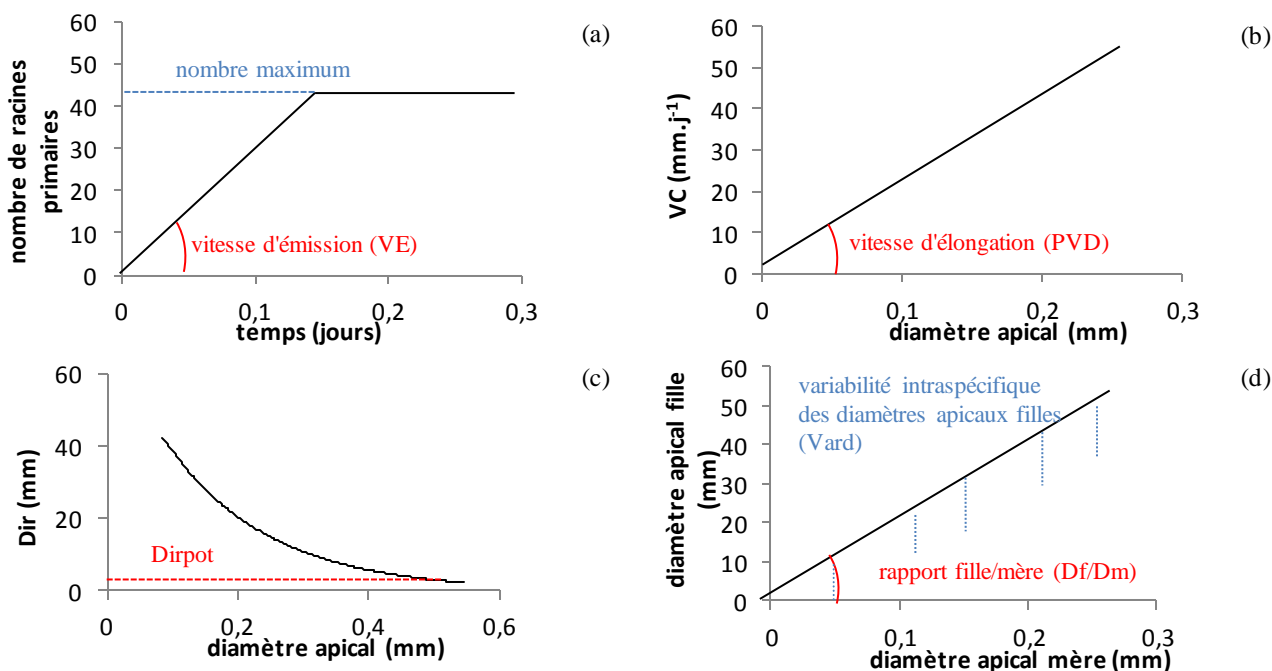


Figure 12. Relations schématiques des processus racinaires afin de déterminer les paramètres utilisés lors de la modélisation. processus d'émission (2 paramètres) ; (b) processus d'allongement (1 paramètre) ; (c) et (d) processus de ramification (2 paramètres). VC est la vitesse de croissance ; Dirpot est la distance inter-ramification potentielle.

La modélisation assemble les processus de développement racinaire (fig 12). Le premier processus appliqué sur le système racinaire est l'émission générant de nouveaux axes au cours de la simulation. Ce processus prend en compte la vitesse d'émission (VE) et cesse lorsque le nombre maximal d'axes primaires est atteint. La croissance axiale est appliquée à chacun des axes existants, et simule l'allongement grâce à la vitesse d'élongation (PVD). Le processus de ramification est également appliqué à chacun des axes et à chaque pas de temps. Il prend en compte la distance inter-ramification potentielle (Dirpot) pour se ramifier et la hiérarchie fille/mère grâce aux paramètres (Df/Dm et Vard). La ramification consiste en l'initiation d'une nouvelle ébauche racinaire qui va émerger et donner naissance à un nouvel axe quelques jours plus tard. La croissance radiale (paramètre fixé) va s'appliquer à chacun des segments de racine de l'architecture, et va augmenter son diamètre. Le processus de mortalité-abscession élimine tout axe ayant fini de pousser depuis une durée supérieure à un certain seuil (paramètre fixé) et ne portant aucun axe vivant.

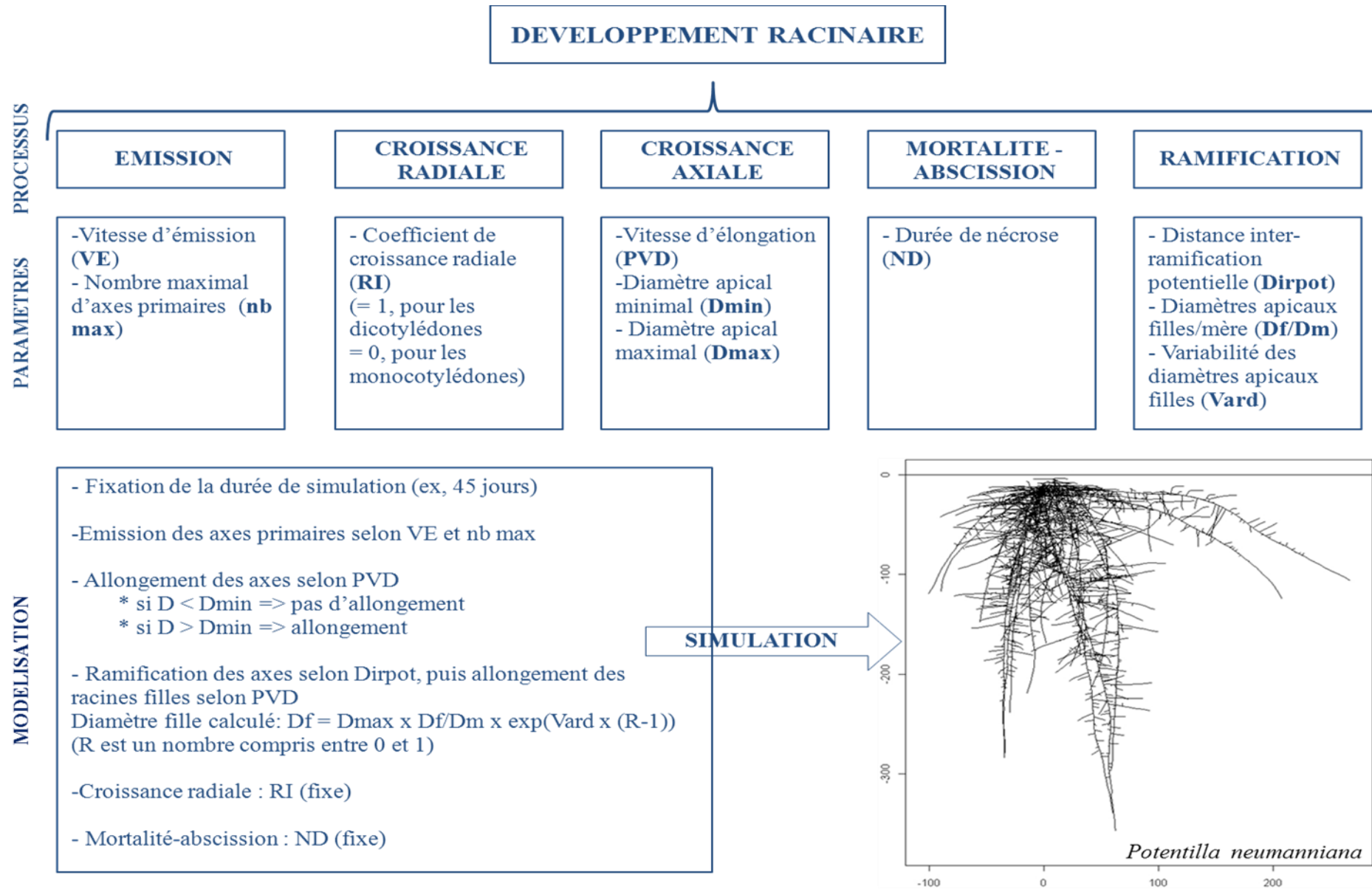
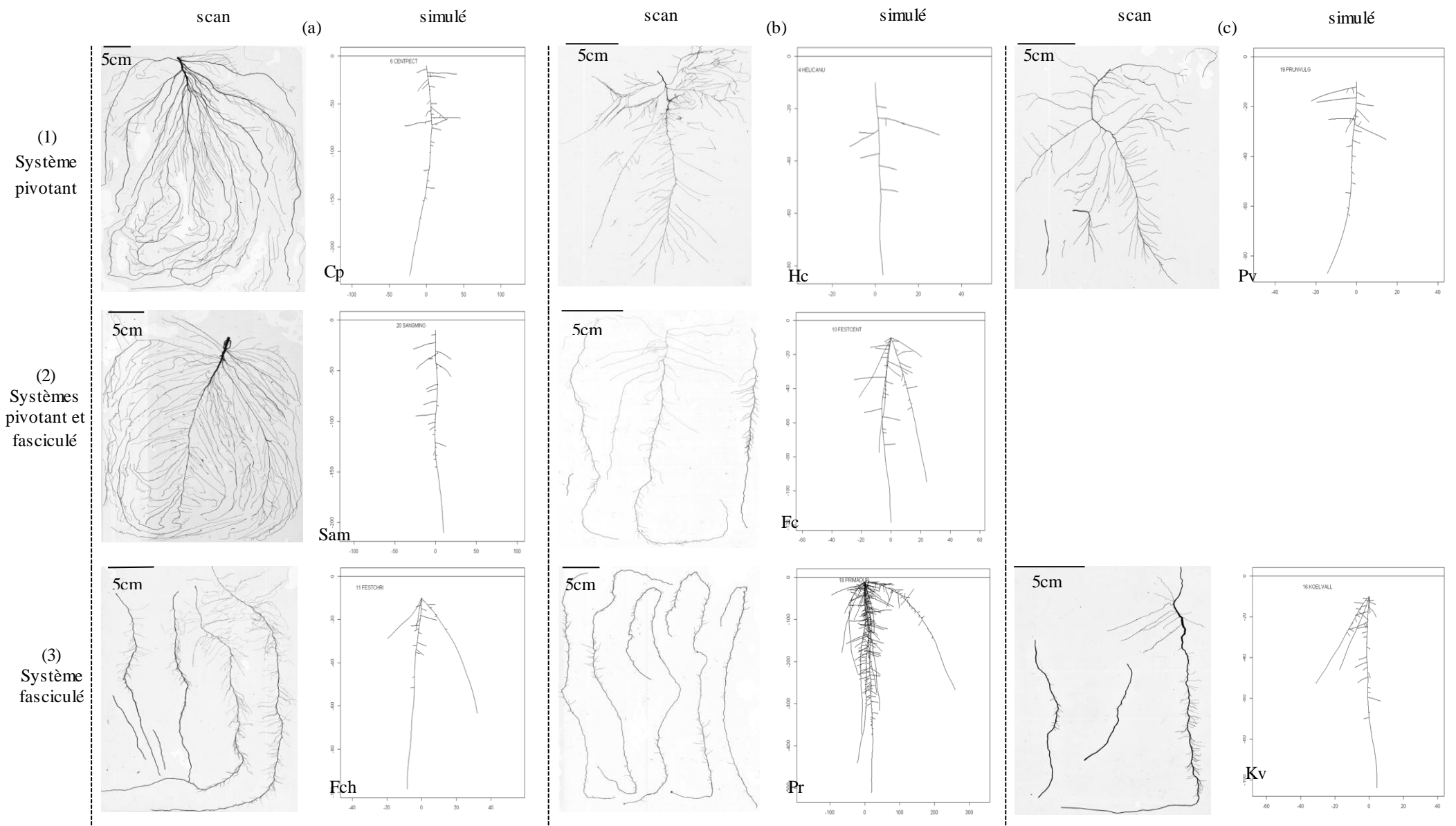


Figure 13. Schéma récapitulatif de la modélisation architecturale racinaire selon le modèle Root Typ de Pagès (2004, 2011).



Annexe 3. Comparaison des modélisations et observations architecturales racinaires des huit autres espèces étudiées à 25 jours (Pagès, 2011). A gauche, image des racines scannées (scan) ; à droite, modélisation des architectures racinaires (simulé).

Annexe 4. Moyenne et erreur standard de la vitesse de croissance relative (RGR) et ses composantes. mean = moyenne des variables, ES = erreur standard. Abréviations dans le tableau 1.

Espèce	RGR (g.g ⁻¹ .j ⁻¹)		RGR _{racine} (g.g ⁻¹ .j ⁻¹)		SAR (g.m ⁻¹ .j ⁻¹)		SRL (m.g ⁻¹)		RMR (g.g ⁻¹)		RDMC (mg.g ⁻¹)		RTD (g.cm ⁻³)		Dmoy (mm)	
	mean	ES	mean	ES	mean	ES	mean	ES	mean	ES	mean	ES	mean	ES	mean	ES
Aa	0.06	0.03	0.06	0.04	0.0009	0.0003	288.48	29.16	0.20	0.04	78.69	5.86	0.07	0.008	0.26	0.01
Be	0.13	0.04	0.16	0.05	0.0021	0.0009	182.94	35.75	0.50	0.31	86.76	5.07	0.10	0.005	0.31	0.02
Bi	0.16	0.08	0.12	0.03	0.0013	0.0052	164.09	16.03	0.26	0.41	44.83	0.68	0.06	0.00	0.31	0.00
Cf	0.11	0.02	0.11	0.02	0.0034	0.0031	21.18	12.61	0.48	0.30	92.57	11.75	0.08	0.01	0.32	0.004
Cm	0.11	0.08	0.12	0.06	0.0019	0.0012	68.70	9.01	0.52	0.49	79.86	3.14	0.06	0.005	0.48	0.07
Cp	0.15	0.03	0.15	0.03	0.0045	0.0025	196.71	20.96	0.27	0.10	60.87	5.68	0.07	0.01	0.39	0.03
Fc	0.19	0.08	0.19	0.07	0.0002	0.0003	350.49	66.70	0.67	0.94	80.32	6.00	0.08	0.02	0.26	0.03
Fch	0.12	0.04	0.14	0.04	0.0032	0.0015	111.15	15.90	0.20	0.16	76.40	4.11	0.08	0.00	0.24	0.01
Gc	0.24	0.03	0.26	0.03	0.0019	0.0002	751.17	50.49	0.24	0.03	42.42	0.77	0.04	0.00	0.26	0.02
Hc	0.10	0.03	0.09	0.03	0.0020	0.0008	184.36	30.81	0.25	0.08	72.79	0.44	0.09	0.01	0.26	0.03
Hp	0.19	0.05	0.16	0.06	0.0008	0.0004	487.14	111.86	0.68	0.38	70.00	3.82	0.06	0.004	0.31	0.02
Kv	0.08	0.03	0.06	0.05	0.0005	0.0002	63.99	14.32	0.44	0.09	79.74	1.75	0.09	0.004	0.26	0.01
Pn	0.17	0.04	0.18	0.04	0.0055	0.0027	375.50	19.00	0.17	0.15	57.78	2.70	0.07	0.02	0.28	0.00
Pr	0.15	0.05	0.13	0.05	0.0025	0.0018	122.82	11.02	0.33	0.11	47.94	1.62	0.07	0.03	0.41	0.01
Pv	0.17	0.04	0.19	0.06	0.0007	0.0002	219.67	4.57	0.58	0.14	75.91	5.14	0.07	0.01	0.29	0.02
Sam	0.16	0.06	0.16	0.07	0.0030	0.0009	303.39	44.95	0.24	0.09	48.35	0.07	0.04	0.00	0.34	0.02
Sem	0.08	0.03	0.09	0.03	0.0022	0.0011	179.29	71.84	0.32	0.16	75.11	1.77	0.10	0.01	0.29	0.02

RESUME

La problématique générale de cette étude est d'analyser la diversité des systèmes racinaires de 17 espèces herbacées en utilisant conjointement trois approches : fonctionnelle, architecturale et modélisation. Les objectifs sont (1) d'analyser les traits racinaires morphologiques et architecturaux ; (2) de tester si les traits diffèrent entre types de systèmes racinaires (fasciculés, pivotants et mixtes) ; (3) de tester la généralité du modèle « Root Typ » et (4) de valider ou réfuter l'utilisation du modèle par l'étude d'un trait racinaire, la longueur spécifique racinaire (SRL).

Dix-sept espèces herbacées ont été cultivées en condition hydroponique. Une analyse de croissance a été réalisée pour déterminer les composantes racinaires de la vitesse de croissance des espèces ainsi que les traits architecturaux nécessaires au calcul des paramètres du modèle architectural « Root Typ ». Les systèmes racinaires simulés sont alors comparés aux systèmes réels.

Les différences de vitesse de croissance entre espèces sont expliquées essentiellement par des traits morphologiques (longueur spécifique et densité des tissus racinaires) mais pas par des traits architecturaux. Les systèmes fasciculés des Poaceae sont des espèces à faible vitesse de croissance avec des faibles SRL. Ils émettent un grand nombre d'axes primaires très hiérarchisés (rapport diamètre fille / diamètre mère faible) avec des distances inter ramifications courtes. A l'opposé, les systèmes mixtes investissent dans l'acquisition des ressources (RGR et SRL élevées) et ont une architecture peu hiérarchisée. Le modèle Root Typ simule mieux les systèmes fasciculés que les systèmes pivotants. Le SRL mesuré est fortement corrélé au SRL prédit par le modèle.

En conclusion, les traits morphologiques et architecturaux ne sont pas liés (exception, la vitesse d'acquisition des ressources). Les systèmes fasciculés s'opposent aux systèmes pivotants et mixtes. Le modèle peut être un outil clé pour l'étude de traits racinaires.

Mots-clés : vitesse de croissance relative, modélisation, traits racinaires, système racinaire, variabilité interspécifique.